

NYILATKOZAT

Név: Kirschner Bernadett

ELTE Természettudományi Kar, szak: Matematika Bsc

NEPTUN azonosító: GV5RU0

Szakedolgozat címe:

Adaptációvezérelt neuronhálózatok dinamikája

A **szakedolgozat** szerzőjeként fegyelmi felelősségem tudatában kijelentem, hogy a dolgozatom önálló szellemi alkotásom, abban a hivatkozások és idézések standard szabályait következetesen alkalmaztam, mások által írt részeket a megfelelő idézés nélkül nem használtam fel.

Budapest, 2023. 06. 05

Kirschner Bernadett

a hallgató aláírása

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR

Kirschner Bernadett

Adaptációvezérelt neuronhálózatok dinamikája

Szakdolgozat

Matematika BSc

alkalmazott matematikus specializáció

Témavezető:

Windisch Anita



Budapest, 2023

Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Windisch Anitának, aki javaslataival, szakmai magyarázataival, részletes ellenőrzésekkel a dolgozat elkészülésének minden lépésében segített nekem.

Köszönöm a családomnak, hogy egyetemi tanulmányaim során mindenben támogattak.

Tartalomjegyzék

Bevezetés	3
1.fejezet	4
1.1 Matematikai eszköztár	4
1.2 Biológiai bevezető	9
1.3 Modell bevezetése	10
2.fejezet	12
2.1 Egyensúlyi pontok meghatározása	12
2.2 Egyensúlyi pontok stabilitásának vizsgálata	14
2.3 Esetek vizsgálata	16
3.fejezet	21
3.1 Egyensúlyi pontok kiszámítása	21
3.2 Egyensúlyi pontok stabilitásának vizsgálata	24
3.3 Második típusú egyensúlyi pontok típusának vizsgálata	27
3.4 Esetek vizsgálata	31
Összefoglalás	37

Bevezetés

A neurális hálózatok két tudományterületen is kiemelten fontosak. Az agy egymáshoz kapcsolódó neuronokból áll, azaz működése neurális hálók leírásával vizsgálható, ezért megértésükkel az agyban lejátszódó folyamatok modellezhetővé válnak. Emellett a mesterséges intelligenciák létrehozásához is szükség van neurális hálókra, melyek biológiai megfelelőikhez hasonló elven működnek.

Kiterjedt neuronhálózatok vizsgálatának egyik legelterjedtebb módja a tüzelési ráta modell, mivel ez a neuronok együttes viselkedését veszi figyelembe, legfőbb előnye a gyors kiszámíthatósága.

A tüzelési ráta modell egy autonóm differenciálegyenlet rendszer, így a megoldásai dinamikai rendszert alkotnak, ezért a differenciálegyenletek és dinamikai rendszerek elméletének segítségével vizsgálhatjuk.

A dolgozat célja az NREM alvásra felírt tüzelési ráta modell matematikai elemzése. Az NREM a Non-Rapid-Eye-Movement rövidítése, azaz a gyors szemmozgás nélküli alvásfázis. Az ilyen típusú alvás közben az agyban található neuronpopulációk belső-generálású tüzelési és inaktivitási ciklusok között váltakoznak.

Az első fejezetben összefoglaljuk a szükséges biológiai alapokat az [1] könyv első fejezete alapján és matematikai fogalmakat és állításokat a [2,3] jegyzetek és [4] könyv segítségével, valamint bevezetjük a vizsgálandó modellt az [1] könyv 12. fejezete és [5] cikk feldolgozásával. Ez számos paramétert tartalmaz, azt szeretnénk meghatározni, hogy a paraméterek milyen értékeire változnak meg topologikusan a megoldások és, hogy ezeknek a megoldásoknak milyen tulajdonságaik vannak. A modell egy kétdimenziós autonóm differenciálegyenlet rendszer, mely nemlineáris és nem is folytonosan differenciálható, de az egyensúlyi pontok és azok stabilitásának elméletével kvalitatívan elemezhető.

A második fejezetben a modelltől az adaptációt elvéve kapott egydimenziós differenciálegyenletet elemezzük, ezután a kétdimenziós modell egyszerűbben értelmezhető. A harmadik fejezetben a teljes modellt vizsgáljuk. Csupán az egyensúlyi pontokkal és stabilitásukkal még nem karakterizálhatóak elég részletesen a megoldások, hiszen periodikus pályák is létrejöhetnek, ezért bifurkációkat is célszerű keresni.

A dolgozat végére célunk a differenciálegyenlet rendszer által modellezett neuronpopuláció különböző viselkedéseit leírni a kiválasztott paraméterek függvényében.

1.fejezet

1.1 Matematikai eszköztár

Ebben a fejezetben a szükséges matematikai eszközöket ismertetjük [2] és [3] jegyzetek alapján.

Dinamikai rendszerek

1. Definíció. Legyen $D \subseteq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ összefüggő nyílt halmaz, $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ folytonos függvény $(t_0, p_0) \in D$, Ha az $I \subseteq \mathbb{R}$ nyílt intervallumra, és az $x : I \rightarrow \mathbb{R}^n$ differenciálható függvényre teljesül, hogy

- $(t, x(t)) \in D$ minden $t \in I$ esetén,
- $\dot{x}(t) = f(t, x(t))$ minden $t \in I$ esetén,
- $x(t_0) = p_0$,

akkor az x függvényt az I intervallumon az f jobboldalú explicit elsőrendű közönséges differenciálegyenlet(rendszer) megoldásának nevezzük az $x(t_0) = p_0$ kezdeti feltétel mellett.

2. Definíció. Legyen $M \subseteq \mathbb{R}^n$ tartomány és $f : M \rightarrow \mathbb{R}^n$ lokálisan Lipschitz függvény. Ekkor az $\dot{x}(t) = f(x(t))$ differenciálegyenletet autonóm differenciálegyenletnek nevezzük.

3. Definíció. Legyen $M \subseteq \mathbb{R}^n$ tartomány. A $\phi : \mathbb{R} \times M \rightarrow M$ folytonosan differenciálható függvényt dinamikai rendszernek nevezzük az M fázistéren, ha

- $\phi(0, p) = p, \forall p \in M$ és
- $\phi(t + s, p) = \phi(t, \phi(s, p)), \forall p \in M$ és $t, s \in \mathbb{R}$

4. Definíció. Legyen $M \subseteq \mathbb{R}^n$ tartomány és $p \in M$, ekkor $\{\phi(t, p) : t \in \mathbb{R}\}$ -t a p pályájának nevezzük.

1. Tétel. Legyen $M = \mathbb{R}^n$, $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ folytonosan differenciálható. Ekkor létezik olyan dinamikai rendszer, melynek pályái megegyeznek az $\dot{x} = f(x)$ pályáival. És bármely dinamikai rendszerhez van olyan $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ folytonosan differenciálható függvény, hogy az $\dot{x} = f(x)$ differenciálegyenlet megoldásai a dinamikai rendszert adják.

Egyensúlyi pont és stabilitás

5. Definíció. Egy $p \in M$ pontot egyensúlyi pontnak nevezünk, ha minden $t \in \mathbb{R}$ -re $\phi(t, p) = p$.
Egy $p \in M$ pontot periodikus pontnak nevezünk T periódussal, ha minden $t \in \mathbb{R}$ -re $\phi(t+T, p) = \phi(t, p)$,
a periodikus pont $\{\phi(t, p) : t \in \mathbb{R}\}$ pályáját periodikus pályának nevezzük.

6. Definíció. Legyen $\phi : \mathbb{R} \times M \rightarrow M$ dinamikai rendszer, $p \in M$ -nek a $\{\phi(t, p) : t \in \mathbb{R}\} \subset M$ pályája

- stabil, ha $\forall \varepsilon > 0 \exists \delta > 0$, hogy $|q - p| < \delta \Rightarrow |\phi(t, q) - \phi(t, p)| < \varepsilon, \forall t \geq 0$ esetén;
- instabil, ha nem stabil;
- aszimptotikusan stabil, ha stabil, és $|q - p| < \delta$ esetén $\lim_{t \rightarrow \infty} |\phi(t, q) - \phi(t, p)| = 0$.

1. Állítás. Az $\dot{x}(t) = f(t, x(t)), x(t_0) = p_0$ rendszer egy x megoldásának stabilitása egyenértékű az

$$\dot{y}(t) = f(t, x(t) + y(t)) - f(t, x(t))$$

rendszer azonosan 0 megoldásának stabilitásával.

2. Állítás. Legyen $p \in M$ egyensúlyi pont. Az alábbiak ekvivalensek:

- p stabilis
- $\dot{y}(t) = f(y(t) + p)$ azonosan 0 megoldása stabilis
- $\forall \varepsilon > 0 \exists \delta > 0$, hogy $q \in M, |q - p| < \delta, t \geq 0$ esetén $|\phi(t, q) - p| < \varepsilon$

3. Állítás. Lineáris autonóm állandó együtthatós közönséges differenciálegyenlet felírható

$$\dot{x}(t) = Ax(t) \tag{1}$$

alakban, ahol $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$

2. Tétel. $\dot{x} = Ax$ aszimptotikusan stabil $\Leftrightarrow \forall \lambda \in \sigma(A)$ -ra $\operatorname{Re} \lambda < 0$.

3. Tétel. $\dot{x} = Ax$ stabil $\Leftrightarrow \forall \lambda \in \sigma(A)$ -ra $\operatorname{Re} \lambda \leq 0$, és $\operatorname{Re} \lambda = 0$ esetén λ egyszeres sajátérték.

7. Definíció. A polárkoordináta-rendszer olyan kétdimenziós koordináta-rendszer, mely a sík minden pontját az origótól való távolság és az x tengellyel bezárt szög segítségével adja meg.

8. Definíció. Tekintsük az egyenletrendszer megoldásának polárkoordinátás felírását. Az egyensúlyi pont

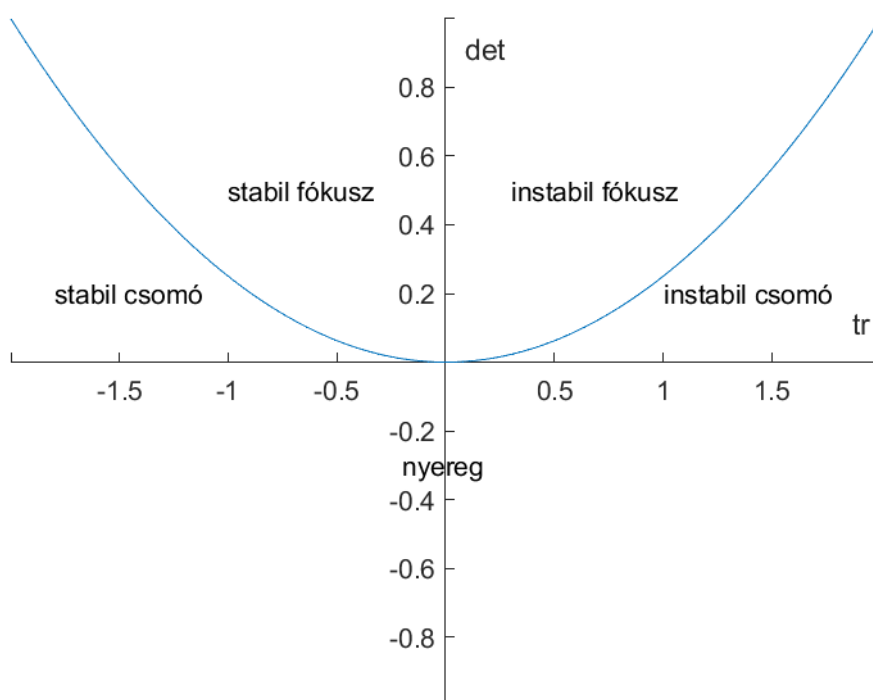
- stabil fókusz, ha $\lim_{+\infty} r = 0, \lim_{+\infty} |\varphi| = \infty$
- instabil fókusz, ha $\lim_{-\infty} r = 0, \lim_{-\infty} |\varphi| = \infty$
- stabil csomó, ha $\lim_{+\infty} r = 0, \lim_{+\infty} |\varphi| < \infty$
- instabil csomó, ha $\lim_{-\infty} r = 0, \lim_{-\infty} |\varphi| < \infty$

- *nyereg*, ha létezik két olyan pálya, melyekből a trajektória $t \rightarrow +\infty$ esetén p -hez tart, létezik két olyan pálya, melyekből a trajektória $t \rightarrow -\infty$ esetén p -hez tart, és a többi pontból induló trajektória $t \rightarrow \pm\infty$ esetén elhagyja az egyensúlyi pont környezetét.

4. Állítás. Ha az $\dot{x} = Ax$ rendszer együtthatómátrixának determinánsa negatív, akkor az egyensúlyi pont nyereg típusú.

5. Állítás. Jelölje az $\dot{x} = Ax$ rendszer együtthatómátrixának nyomát tr , determinánsát \det , ekkor pozitív determináns esetén, ha $\text{tr}^2 - 4\det > 0$, akkor az egyensúlyi pont fókusz típusú; ha $\text{tr}^2 - 4\det < 0$, akkor az egyensúlyi pont csomó típusú.

A stabilitásra és az egyensúlyi pontok típusaira vonatkozó állításokat az alábbi ábrán összegezzük, ahol a parabola egyenlete $\det = \frac{\text{tr}^2}{4}$:



1. ábra. Az (1) rendszer egyensúlyi pontjának típusa és stabilitása a $\text{tr} A$ és $\det A$ függvényében.

Bifurkációk

Egy paramétert tartalmazó differenciálegyenlet megoldása a paraméter megváltozásával szintén változik, ám minőségi változás csak bizonyos paraméterértékeknél történik. Ezeket a paraméterértékeket keressük a differenciálegyenlet topologikus vizsgálatához.

9. Definíció. A $\lambda_0 \in \mathbb{R}^k$ paraméterérték reguláris, ha létezik olyan $\delta > 0$, hogy $|\lambda - \lambda_0| < \delta$ esetén az $f(\cdot, \lambda)$ rendszer topologikusan ekvivalens az $f(\cdot, \lambda_0)$ rendszerrel. A $\lambda_0 \in \mathbb{R}^k$ bifurkációs paraméter, ha nem reguláris.

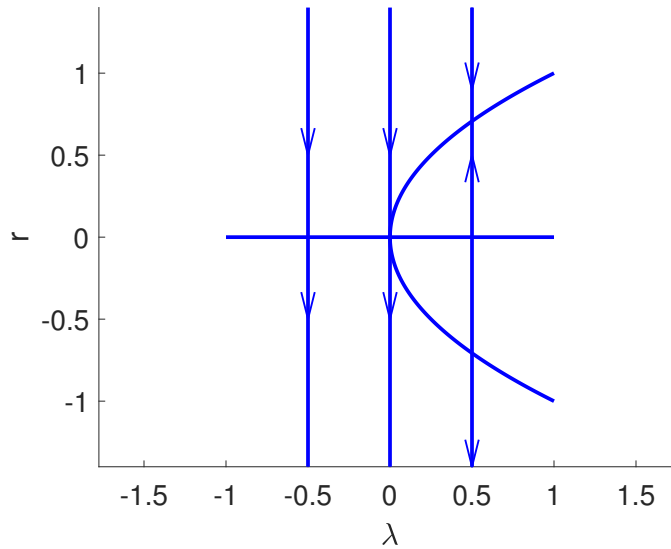
10. Definíció. Az $(x_0, \lambda_0) \in \mathbb{R}^2$ pontban nyereg-csomó bifurkáció van, ha van az x_0 pontnak olyan $U \subset \mathbb{R}$ környezete és van olyan $\delta > 0$, hogy

- $\lambda_0 - \delta < \lambda < \lambda_0$ esetén U -ban 0 (vagy 2) db egyensúlyi pont van,

- $\lambda = \lambda_0$, esetén U -ban 1 db egyensúlyi pont van,
- $\lambda_0 < \lambda < \lambda_0 + \delta$ esetén U -ban 2 (vagy 0) db egyensúlyi pont van.

Azaz λ előtt nincs egyensúlyi pont, utána pedig kettő van, illetve fordítva.

1. Példa. Tekintsük az $\dot{x} = \lambda - x^2$ egyenletet, melyben $\lambda \in \mathbb{R}$ paraméter. Ha $\lambda < 0$, akkor nincs egyensúlyi pont, ha $\lambda > 0$, akkor két egyensúlyi pont van $x = \pm\sqrt{\lambda}$ -ban, azaz $\lambda = 0$ -ban nyereg-csomó bifurkáció történik. Az elnevezés az $\dot{x} = \lambda - x^2$, $\dot{y} = -y$ rendszerben bekövetkező változásra utal.



2. ábra. Nyereg-csomó bifurkáció az $\dot{x} = \lambda - x^2$ differenciálegyenletben $\lambda = 0$ esetben.

11. Definíció. A λ_0 paraméterértéknél az x_0 pontban szuperkritikus Andronov–Hopf-bifurkáció van, ha létezik $\delta > 0$ és létezik x_0 -nak olyan U környezete, hogy

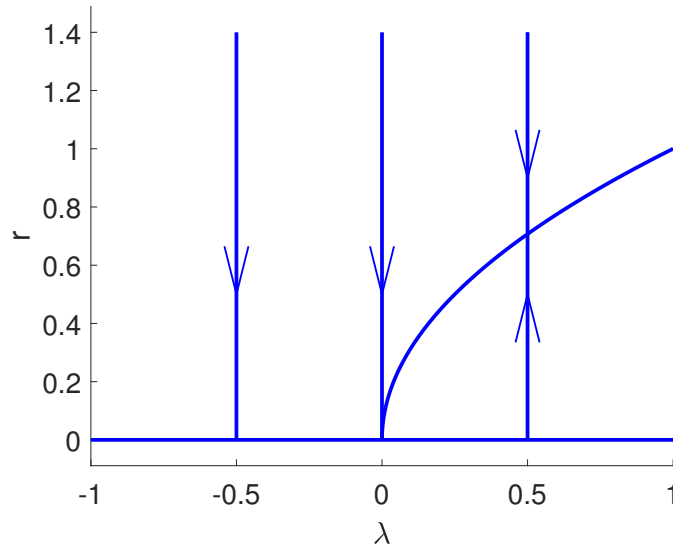
- $\lambda_0 - \delta < \lambda < \lambda_0$ (vagy a $\lambda_0 \leq \lambda < \lambda_0 + \delta$) esetén U -ban egy stabil egyensúlyi pont van és nincs határciklus
- $\lambda_0 < \lambda < \lambda_0 + \delta$ (vagy a $\lambda_0 - \delta < \lambda < \lambda_0$) esetén U -ban egy instabil egyensúlyi pont van és egy stabil határciklus.

12. Definíció. A λ_0 paraméterértékeknél az x_0 pontban szubkritikus Andronov–Hopf-bifurkáció van, ha létezik $\delta > 0$ és létezik x_0 -nak olyan U környezete, hogy

- $\lambda_0 - \delta < \lambda < \lambda_0$ (vagy a $\lambda_0 \leq \lambda < \lambda_0 + \delta$) esetén U -ban egy stabil egyensúlyi pont és egy instabil határciklus van
- $\lambda_0 < \lambda < \lambda_0 + \delta$ (vagy a $\lambda_0 - \delta < \lambda < \lambda_0$) esetén U -ban egy instabil egyensúlyi pont van és nincs határciklus.

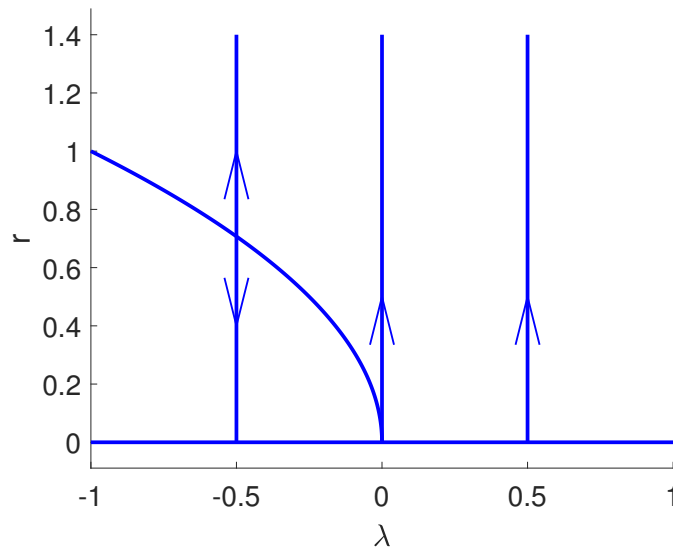
2. Példa. Tekintsük a polárkoordinátákkal megadott $\dot{r} = \lambda r + \sigma r^3$, $\dot{\phi} = 1$ rendszert, melyben $\lambda, \sigma \in \mathbb{R}$ paraméterek.

Ha $\sigma = -1$, akkor az origó minden λ esetén egyensúlyi pont. Ha $\lambda < 0$, akkor az egyensúlyi pont stabil, ha $\lambda > 0$, akkor instabil és $r = \sqrt{\lambda}$ esetén $\dot{r} = 0$, azaz az $\sqrt{\lambda}$ sugarú kör aszimptotikusan stabil periodikus pálya, azaz $\lambda = 0$ -ban szuperkritikus Andronov–Hopf bifurkáció van.



3. ábra. Szuperkritikus Andronov–Hopf bifurkáció az $\dot{r} = \lambda r - r^3$ differenciálegyenletben $\lambda = 0$ esetben.

Ha $\sigma = 1$, akkor az origó minden λ esetén egyensúlyi pont. Ha $\lambda < 0$, akkor az egyensúlyi pont stabil és $r = \sqrt{\lambda}$ esetén $\dot{r} = 0$, azaz az $\sqrt{\lambda}$ sugarú kör instabil periódikus pálya, ha $\lambda > 0$, akkor az egyensúlyi pont instabil, azaz $\lambda = 0$ -ban szubkritikus Andronov–Hopf bifurkáció van.



4. ábra. Szubkritikus Andronov–Hopf bifurkáció az $\dot{r} = \lambda r + r^3$ differenciálegyenletben $\lambda = 0$ esetben.

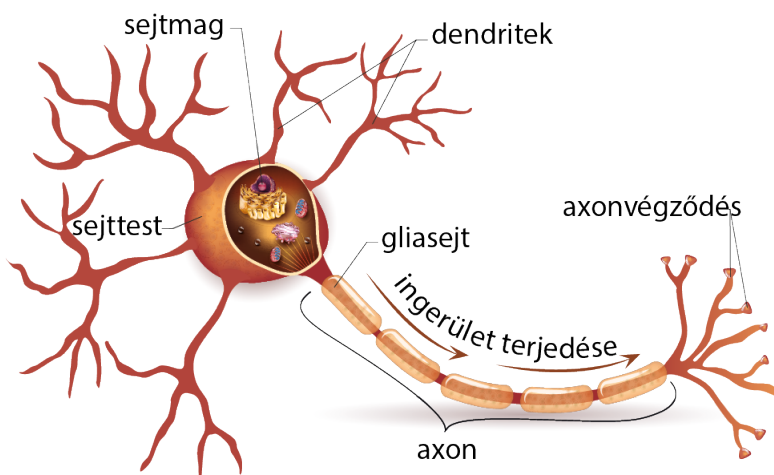
6. Állítás. *Két dimenzióban az Andronov–Hopf-bifurkáció akkor következhet be, ha a rendszer Jacobi-mátrixának determinánsa pozitív és nyoma 0.*

1. Megjegyzés. *A megadott feltétel csak szükséges, de nem elégséges, ennek ellenére szokás az így meghatározott görbét Hopf-görbének nevezni.*

1.2 Biológiai bevezető

Ebben a szakaszban a neuronok alapvető működését írjuk le az [1] könyv első fejezete alapján, annak érdekében, hogy a modell vizsgálatából kapott eredményeket megérthessük.

Az agyban található idegszövet neuronokból, azaz idegsejtekből és gliasejtekből épül fel. Az ingerek által létrejött ingerületet a neuronok képesek továbbítani, mivel a membránpotenciáljukat képesek megváltoztatni. A gliasejtek a neuronok megfelelő működésében és egészségének megőrzésében játszanak szerepet.



5. ábra. Neuron szerkezetét bemutató ábra [6].

A neuronok rendelkeznek a sejtek megszokott alkotóelemeivel, mint a mitokondrium és sejtmag, azonban tartalmaznak az ingerület továbbítására szolgáló speciális részeket is. Három fő részük a sejttest, a dendritek és az axon. A sejttest a sejtmagot tartalmazza; a rövidebb nyúlványok a dendritek, ezek veszik fel az ingerületet, a hosszabb nyúlvány az axon, amely az ingerületet továbbítja. Az axon körüli gliasejteket nevezzük velőshüvelynek.

Az axon egy inger hatására képződő elektromos jelet közvetít, melyet akcióspotenciálnak nevezünk. Akkor jön létre, amikor az axon membránpotenciálja elér egy küszöbpotenciált. A jel erőssége és hossza nem függ az inger típusától, információt a jel frekvenciája tartalmazhat.

Az ingerület átadásának helye a szinapszis, amely elektromos vagy kémiai lehet, ám a kémiai sokkal gyakoribb. Kémiai szinapszis esetén a sejteket úgynevezett szinaptikus rés választja el. Az ingerület neurotranszmitternek nevezett kémiai anyagok segítségével terjed, hatásukra a sejt membránpotenciálja megnőhet vagy lecsökkenhet. Csökkenés esetén a folyamatot depolarizációnak és a szinapszist serkentőnek nevezzük; növekedés esetén a folyamatot repolarizációnak, a szinapszist gátlónak nevezzük.

Az agyban található szinapszisok felépítése nagyon bonyolult is lehet, hiszen egy neuron átlagosan tízezer másikkal áll kapcsolatban és a kapcsolatok nem csak egyirányúak lehetnek.

1.3 Modell bevezetése

Nagy neuronhálózatokat leggyakrabban tüzelési ráta modellel vizsgálunk, hiszen ez a neuronok egyenkénti viselkedése helyett az együttes viselkedésüket veszi figyelembe. Populáció modellnek is nevezik, hiszen a neuronok tüzelési rátáját populációnként tekinti. A gyors kiszámíthatósága a legfőbb előnye, a sok neuronra egyesével felírt egyenletekből álló rendszer nagyon nagy számítási kapacitást igényelne. Biológiai alkalmazás mellett az informatikai neurális hálók elméletének alapját ezek a modellek képezik.

Ebben a fejezetben az [1] könyv 12. fejezete és [5] cikk segítségével felírjuk a dolgozat 2. és 3. fejezetében vizsgált modellt.

Wilson-Cowan egyenletek

Az egyik legjelentősebb, a neurális hálók elemzéséhez használt modellt Hugh Wilson és Jack Cowan dolgozták ki a 70-es évek első felében. Az egyenletrendszer eredeti formája [1]

$$\begin{aligned}\tau_e \frac{dE}{dt} &= -E + (1 - r_e E) F_e(\alpha_{ee} E - \alpha_{ei} I + T_e(t)) \\ \tau_i \frac{dI}{dt} &= -I + (1 - r_i I) F_i(\alpha_{ei} E - \alpha_{ii} I + T_i(t)),\end{aligned}$$

ahol E a serkentő neuronpopuláció aktivitása, I a gátló neuronpopuláció aktivitása, α a populációk közti kapcsolódás súlya, T_j a thalamusból érkező bemenet, r_e, r_i a tüzelésre kész neuronok aránya, F az aktivációs függvény, amit a tüzelés valószínűségeként értelmezünk. Az aktivációs függvényt megadhatjuk a neuronok tüzelési rátája alapján, de ekkor nem feltétlen differenciálható, vagy lépcsős függvényként, vagy szakaszonként lineáris függvényként, ezeket egyszerűbben lehet elemezni.

Skaláris rekurrens modell

Rekurrens hálózatról beszélünk, ha a neuronok közti jelátvitel során történt visszacsatolás, tehát egy adott neuronból induló jelek más idegsejteken keresztül visszajuthatnak.

Egyszerű rekurrens modell általános alakja [1]

$$\frac{du}{dt} = -u + F(\alpha u + \beta),$$

ahol β az input és α a kapcsolat erőssége. A forrás alapján a hálózat másként viselkedik, aszerint, hogy a szinapszis gátló vagy serkentő, azaz α -nak milyen az előjele. Ha $\alpha < 0$, akkor egy stabil egyensúlyi pontot kapunk. Viszont ha $\alpha > 0$ F tulajdonságaitól függően változnak a hálózat tulajdonságai, számos fixpont alakulhat ki és nyereg-csomó bifurkáció melyet a $-1 + \alpha F'(\alpha u + \beta) = 0$ megoldása ad.

Rátamodel adaptációval

A Wilson-Cowan egyenletek számos különböző módon változtathatóak, hogy adott biológiai folyamatokat jól közelítsenek. Egy adaptációval rendelkező serkentő populáció modelljének általános alakja [1]

$$\tau \frac{du}{dt} = F(au - cz)$$

$$\tau_z \frac{dz}{dt} = R(u, z) - z$$

és $a > 0$, ahol u a tüzelési ráta, z az adaptáció, $R(u, z)$ az adaptáció aktivációja. R számos különböző módon választható, a legegyszerűbb, ha u -nak lineáris függvénye.

Levenstein, Buzsáki és Rinzel cikkében NREM(non-rapid eye movement) alvás közben az agyban lejátszódó folyamatokat vizsgálták. Az általuk használt modell [5]

$$\begin{aligned} \tau_r \frac{dr}{dt} &= -r + R_\infty(wr - ba + I + \xi(t)) \\ \tau_a \frac{da}{dt} &= -a + A_\infty(r) \end{aligned} \tag{2}$$

alakban írható, ahol a az adaptáció, r a tüzelési ráta, w a kapcsolódás súlya, I erősítést jelöl, $\xi(t)$ a zaj keltette fluktuáció, b az adaptáció paramétere, R_∞ definiálja a populáció tüzelési rátáját konstans bemenet esetén, A_∞ megadja az adaptáció mértékét rögzített ráta mellett. R_∞ -t és A_∞ -t szigmoid függvényeknek választják.

A szakdolgozatban vizsgált modell

A dolgozathoz a (2) modell egy speciális esetét vizsgáljuk.

$$\begin{cases} \dot{r} = -r + g \cdot [wr - \theta - a]_+ \\ \dot{a} = -a + \beta r, \end{cases} \tag{3}$$

ahol r a tüzelési ráta, a az adaptáció, w a kapcsolódás súlya, β az adaptáció paramétere, θ a küszöbérték, amely felett a neuron tüzelni kezd, g pozitív értékű paraméter. Ez a (2) modell egy olyan változata, ahol az ott javasolt szigmoid függvények helyett egy szakaszonként lineáris függvényt alkalmazunk, mivel így a modell egyszerűsödik, de a pontossága nem csökken jelentősen.

2. fejezet

Ebben a fejezetben a modellt adaptáció nélkül vizsgáljuk, tehát egy egydimenziós rendszer viselkedését elemezzük. Így majd a teljes modell vizsgálata után megállapítható lesz, hogy milyen változásokat idéz elő az adaptáció.

Célunk meghatározni, hogy adott paraméterértékek esetén mit mondhatunk a rendszer egyensúlyi pontjairól és stabilitásáról valamint, hogy mely paraméterértékeknél történik topologikus változás.

Először a differenciálegyenlet egyensúlyi pontjait, majd azok stabilitását határozzuk meg a matematikai eszköztárban leírt fogalmak és állítások segítségével és a w és a θ paraméterek által meghatározott síkon ábrázoljuk az eredményeket. Ezután a topologikusan különböző eseteket egyenként is megvizsgáljuk, az érdekesebbeket fázisképen megmutatjuk.

Vizsgált differenciálegyenlet adaptáció nélkül a következő alakban írható fel

$$\dot{r} = -r + g \cdot [wr - \theta]_+ \quad (4)$$

2.1 Egyensúlyi pontok kiszámítása

Az egyensúlyi pontot a

$$-r + g \cdot [wr - \theta]_+ = 0$$

egyenlet megoldásaként kaphatjuk meg. Két esetet különböztetünk meg $wr - \theta$ előjele szerint.

1. Ha $wr - \theta < 0$ Ekkor az egyensúlyi pontokat meghatározó egyenlet

$$-r = 0.$$

Ekkor a $wr - \theta < 0$ feltétel $\theta > 0$ alakban írható fel, azaz pozitív θ esetén az $r = 0$ egyensúlyi pont. Nevezzük el első típusú egyensúlyi pontnak.

2. Ha $wr - \theta \geq 0$ Ekkor az egyensúlyi pontokat a

$$-r + g \cdot (wr - \theta) = 0$$

egyenlet adja meg, melyből

$$r = \frac{\theta g}{wg - 1}$$

adódik.

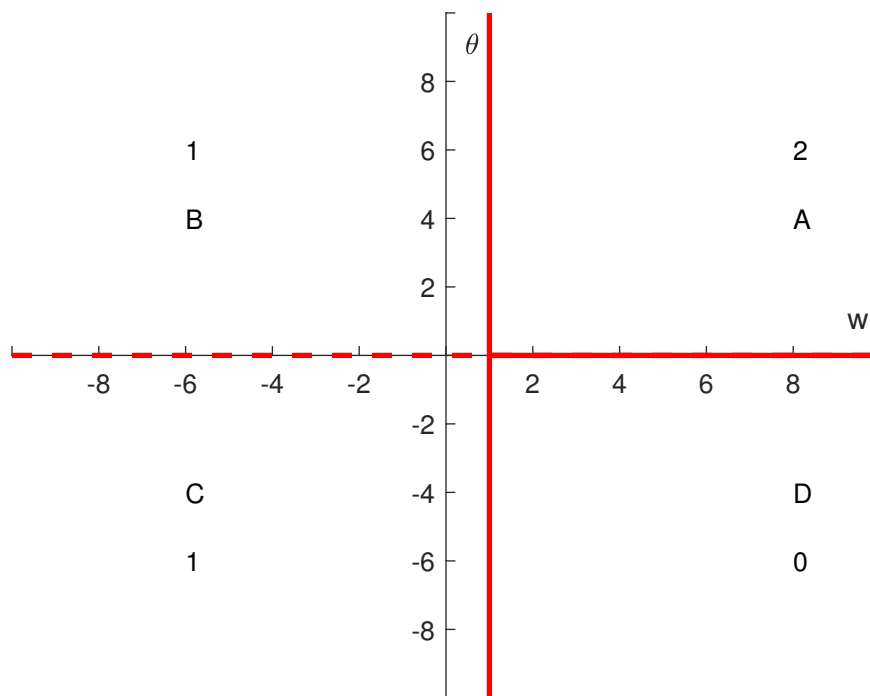
Ekkor a $wr - \theta \geq 0$ feltétel $\frac{w\theta g}{wg-1} - \theta \geq 0$ alakban írható, ami $\frac{\theta}{wg-1} \geq 0$ formulává egyszerűsíthető. Ez a feltétel negatív θ esetén a $wg - 1 \leq 0$ egyenlőtlenséggel ekvivalens, pozitív θ esetén $wg - 1 \geq 0$

feltétellel. Teljesülésükkor az $r = \frac{\theta g}{wg-1}$ egyensúlyi pont. Nevezzük el második típusú egyensúlyi pontnak.

Az első és második esetben kapott tartományok, ahol az egyensúlyi pont létezik a $\theta = 0$ és a $gw - 1 = 0$ görbék által vannak meghatározva. Ezért a tartományok fedésben lehetnek egymással, lehet, hogy két egyensúlyi pontja van a rendszernek és az is előfordulhat, hogy egy sem.

A fenti eredmények alapján a $w - \theta$ síkon ábrázolva, hogy mely paraméterek esetén, hány egyensúlyi pont lesz:

A függőleges egyenes az $\frac{1}{g}$ pontban metszi a w tengelyt, az ábra $g = 1$ paraméterrel készült. Folytonos vonal jelöli a nyereg-csomó bifurkáció görbáját, ahol az egyensúlyi pontok száma megváltozik, a szaggatott vonal pedig az 1. és 2. eset közti váltást mutatja.



6. ábra. Egyensúlyi pontok száma és nyereg-csomó bifurkáció a $w - \theta$ síkon.

Ha a paraméterértékek az A vagy B síkrészbe esnek, akkor a differenciálegyenletnek van első típusú egyensúlyi pontja. Ha a paraméterértékek az A vagy C síkrészbe esnek, akkor a differenciálegyenletnek van második típusú egyensúlyi pontja. Amint a 6. ábrán látható, az egyenletnek 0, 1 vagy 2 egyensúlyi pontja lehet.

2.2 Egyensúlyi pontok stabilitásának vizsgálata

Egy egyenletből álló rendszer esetén az együtthatómátrix 1×1 -es, így sajátértéke önmaga, ezért a 2.Tétel miatt a stabilitás egyenértékű a

$$(-r + g \cdot [wr - \theta]_+)' < 0$$

egyenlőtlenséggel.

1. Ha $wr - \theta < 0$ Ekkor a stabilitást meghatározó egyenlőtlenség

$$-r' < 0$$

$$-1 < 0$$

mindig teljesül, ezért ha $wr - \theta < 0$, akkor az egyensúlyi pont stabil.

Az előző részben az egyensúlyi pontokról kiszámoltak alapján azt kapjuk, hogy az első típusú mindig stabil.

2. Ha $wr - \theta \geq 0$ Ekkor a stabilitást meghatározó egyenlőtlenség:

$$(-r + g \cdot (wr - \theta))' < 0$$

$$(r(gw - 1) - g\theta)' < 0$$

$$gw - 1 < 0,$$

ezért ha $wr - \theta \geq 0$ és $gw - 1 < 0$, akkor az egyensúlyi pont stabil és ha $gw - 1 \geq 0$, akkor instabil.

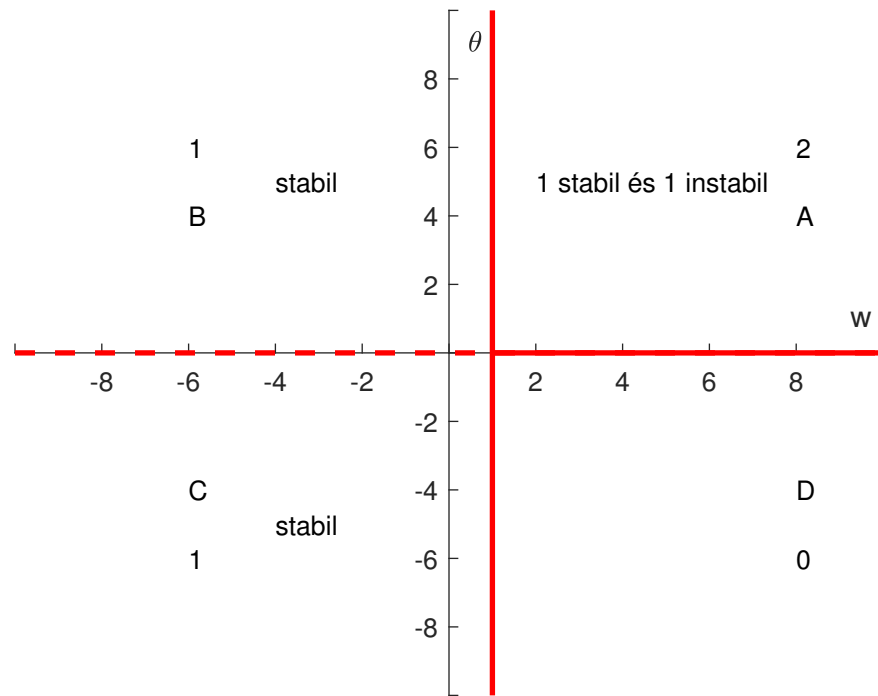
Az előző részben a második típusú egyensúlyi pontok esetén láttuk, hogy a $wr - \theta \geq 0$ feltétel teljesülése rögzített előjelű θ esetén pont a $gw - 1 < 0$ egyenlőtlenséggel ekvivalens. Ezért ha $\theta \geq 0$ és $gw - 1 \geq 0$, akkor a második típusú egyensúlyi pont instabil, ha $\theta < 0$ és $gw - 1 < 0$, akkor a második típusú egyensúlyi pont stabil.

A paraméterek által meghatározott 6. ábrába beírva a stabilitásról kapott eredményeket, majd összefoglalva a következőt kapjuk.

A 7. ábrán ha a paraméterértékek az A síkrészbe esnek, akkor a differenciálegyenletnek egy stabil első és egy instabil második típusú egyensúlyi pontja van. Innen a B síkrészbe átlépve egy olyan nyereg-csomó bifurkáció történik, ahol az egyensúlyi pontok száma eggyel csökken, a második típusú egyensúlyi pont eltűnik a végtelenben.

Ha a paraméterértékek a B vagy C síkrészbe esnek, akkor a differenciálegyenletnek egy stabil egyensúlyi pontja van, a B síkrészben első típusú, a C síkrészben második típusú. Ebből a tartományból a D síkrészbe átlépve egy olyan nyereg-csomó bifurkáció történik, ahol az egyensúlyi pontok száma eggyel csökken.

Ha a paraméterértékek a D síkrészbe esnek, akkor a differenciálegyenletnek nem lesz egyensúlyi pontja, a megoldások a végtelenhez tartanak. Innen az A síkrészbe átlépve nyereg-csomó bifurkáció történik, melynek következtében két darab egyensúlyi pont születik.



7. ábra. Egyensúlyi pontok száma és stabilitása a $w - \theta$ síkon.

2.3 Esetek vizsgálata

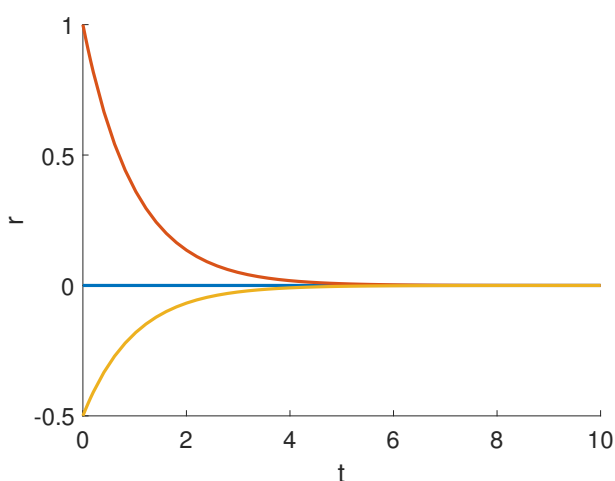
A fejezet eddigi részében azt kaptuk, hogy a paraméterértékek választásától függően a (4) differenciálegyenlet megoldása négy tartományba sorolható a $w - \theta$ síkon.

Ebben a szekcióban megvizsgáljuk mind a négy esetben, hogy $t \rightarrow \pm\infty$ esetén a megoldások hova tartanak. Emellett a differenciálegyenlet jobboldalát az r függvényében ábrázolva egy olyan görbét kapunk, melynek gyökei az egyensúlyi pontokat adják és jelöljük piros nyilakkal a stabilitást a fázistéren.

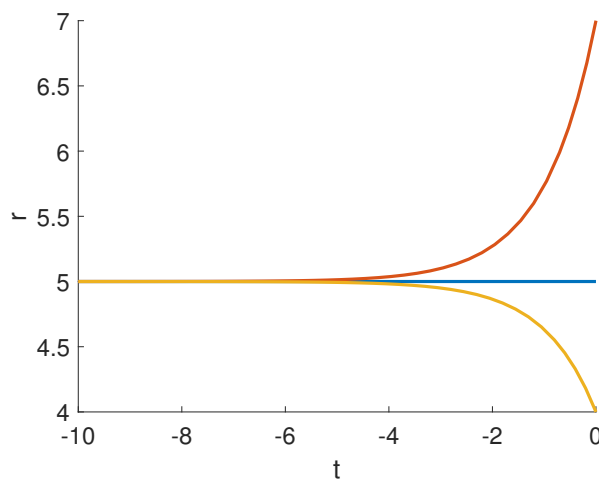
Két egyensúlyi pont esete

A (4) differenciálegyenletnek, akkor lehet két egyensúlyi pontja, amikor a paraméterértékek az A síkrészbe esnek. Az előző rész eredményei alapján ekkor az egyik stabil, a másik instabil.

Az ábrák az alábbi rögzített paraméterértékekkel készültek: $w = 2$, $g = 1$, $\theta = 5$



(a) Az $r = 0$ egyensúlyi pont, mely stabil.



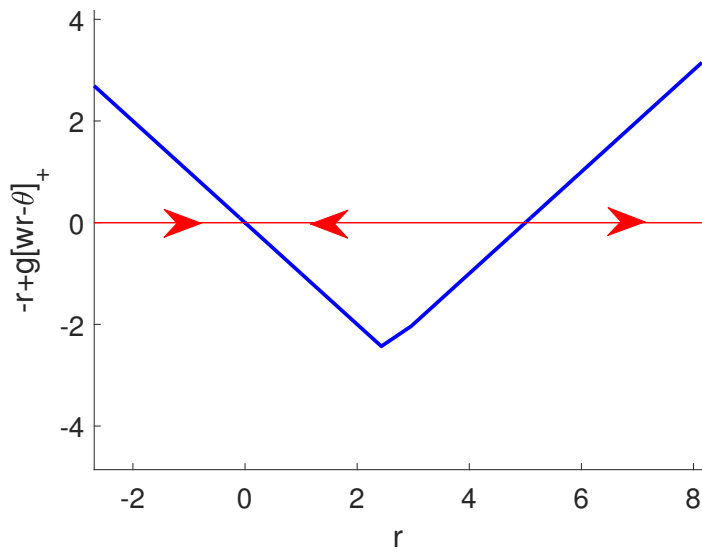
(b) Az $r = \frac{\theta g}{wg-1} = 5$ egyensúlyi pont, mely instabil.

8. ábra. Egyensúlyi pontok az első esetben.

Az $r = 0$ stabil egyensúlyi pont, hiszen $t \rightarrow \infty$ esetén a megoldások közelednek hozzá és $r_0 = 0$ esetén a megoldás az egyensúlyi helyzetben marad. Az $r = 5$ instabil egyensúlyi pont, mivel $t \rightarrow \infty$ esetén a megoldások távolodnak tőle valamint $r_0 = 5$ esetén a megoldás az egyensúlyi helyzetben marad.

A 9. ábrán látható, hogy az A tartományban levő paraméterértékek esetén a (4) egyenlet jobboldala $r = 0$ és $r = 5$ esetén egyenlő 0-val, azaz $r = 0$ és $r = 5$ az egyenlet egyensúlyi pontjai. A 2.2 részben kiszámoltak alapján az $r = 0$ stabil egyensúlyi pont, az $r = 5$ instabil, a stabilitást ábráztuk piros nyilakkal.

Ebben az esetben a (4) differenciálegyenletnek két egyensúlyi pontja van, ezért az általa modellezett neuronpopulációnak két nyugalmi helyzete van, azonban csak az egyik vonzó.

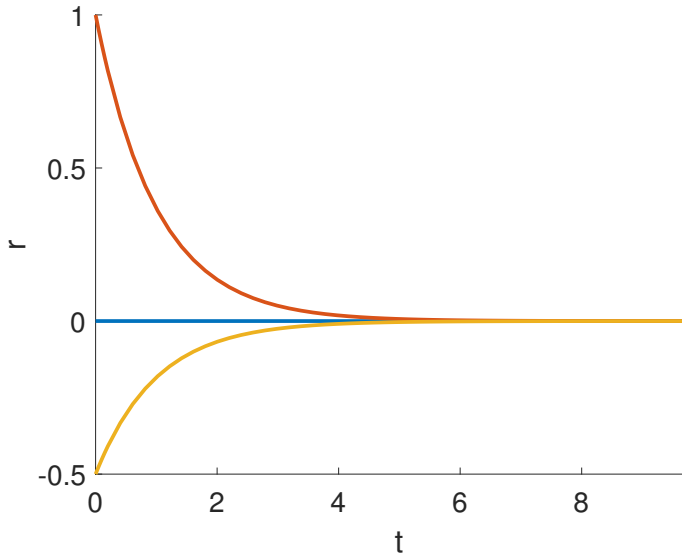


9. ábra. Az (4) differenciálegyenlet jobboldala az r függvényében ábrázolva, ha a paraméterértékek az A síkrészbe esnek.

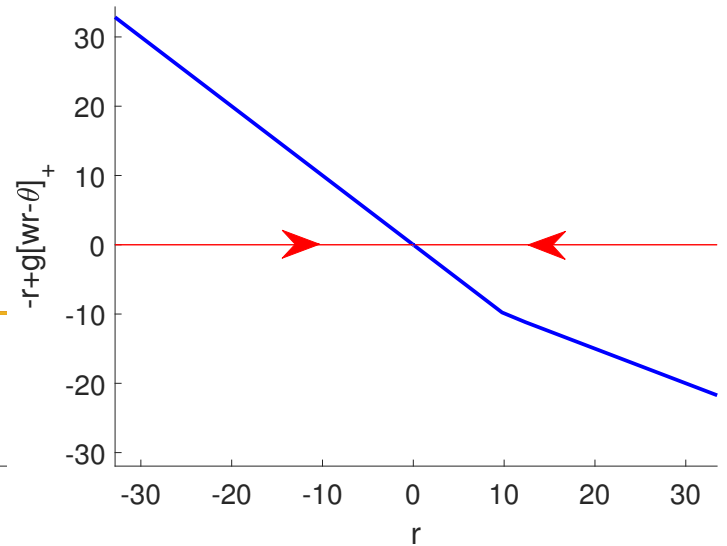
Egy darab első típusú egyensúlyi pont esete

A (4) differenciálegyenletnek a B síkrészbe eső paraméterértékek esetén lehet egy darab stabil első típusú egyensúlyi pontja.

Az ábrák az alábbi rögzített paraméterértékekkel készültek: $w = 0,5$, $g = 1$, $\theta = 5$



10. ábra. Az $r = 0$ egyensúlyi pont stabil.



11. ábra. A (4) differenciálegyenlet jobboldala az r függvényében ábrázolva, ha a paraméterértékek a B síkrészbe esnek.

Az $r = 0$ stabil egyensúlyi pont, ráadásul globálisan vonzó, hiszen $t \rightarrow \infty$ esetén a megoldások közelednek hozzá tetszőleges kezdeti feltétel mellett, és $r_0 = 0$ esetén a megoldás az egyensúlyi helyzetben marad.

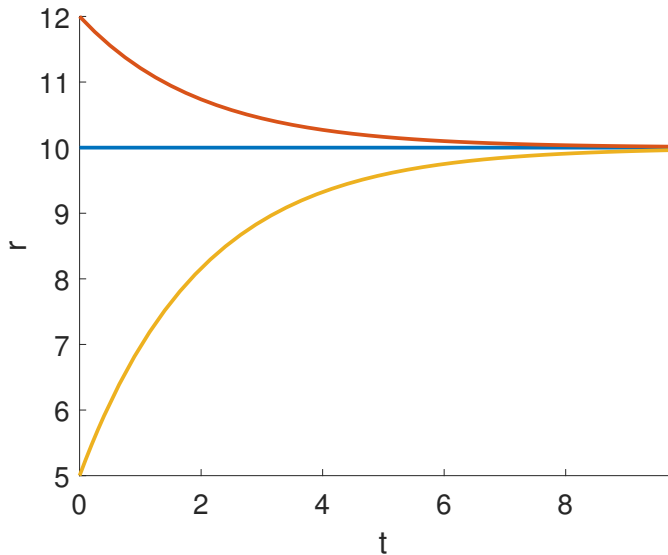
A 11. ábrán látható, hogy B tartományban levő paraméterértékek esetén a (4) egyenlet jobboldala $r = 0$ esetén egyenlő 0-val, azaz csak $r = 0$ az egyenlet egyensúlyi pontja. A 2.2 részben kiszámoltak alapján az $r = 0$ stabil egyensúlyi pont, a stabilitást ábrázoltuk piros nyilakkal.

Ebben az esetben a (4) differenciálegyenletnek van egyensúlyi pontja, ezért az általa modellezett neuronpopulációnak van nyugalmi helyzete, amely vonzó.

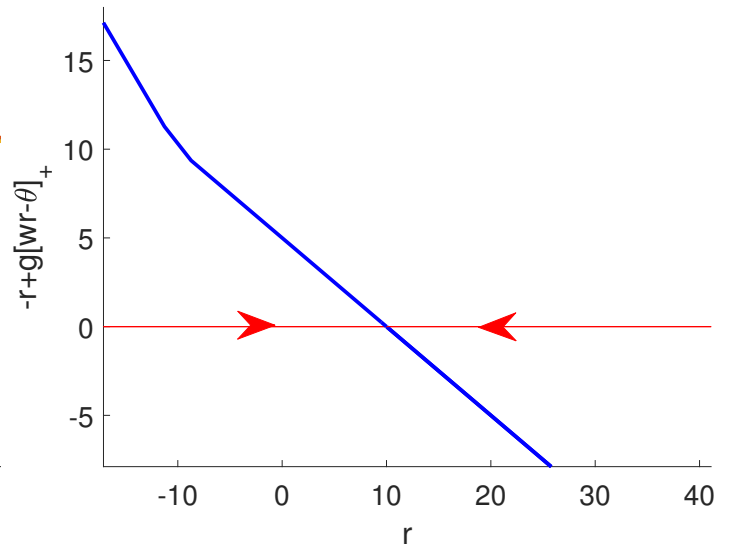
Egy darab második típusú egyensúlyi pont esete

A (4) differenciálegyenletnek, akkor lehet egy darab második típusú egyensúlyi pontja, ha a paraméterértékek a C síkrészbe esnek. Az előző részben kiszámoltak alapján ekkor az egyensúlyi pont stabil.

Az ábrák az alábbi rögzített paraméterértékekkel készültek: $w = 0,5$, $g = 1$, $\theta = -5$



12. ábra. Az $r = \frac{-5 \cdot 1}{0,5 \cdot 1 - 1} = 10$ egyensúlyi pont stabil.



13. ábra. A (4) differenciálegyenlet jobboldala az r függvényében ábrázolva, ha a paraméterértékek a C síkrészbe esnek.

$t \rightarrow \infty$ esetén a megoldások tetszőleges kezdeti feltétel mellett közelednek $r = 10$ -hez és $r_0 = 10$ esetén a megoldás az egyensúlyi helyzetben marad, ezért globálisan vonzó stabil egyensúlyi pont.

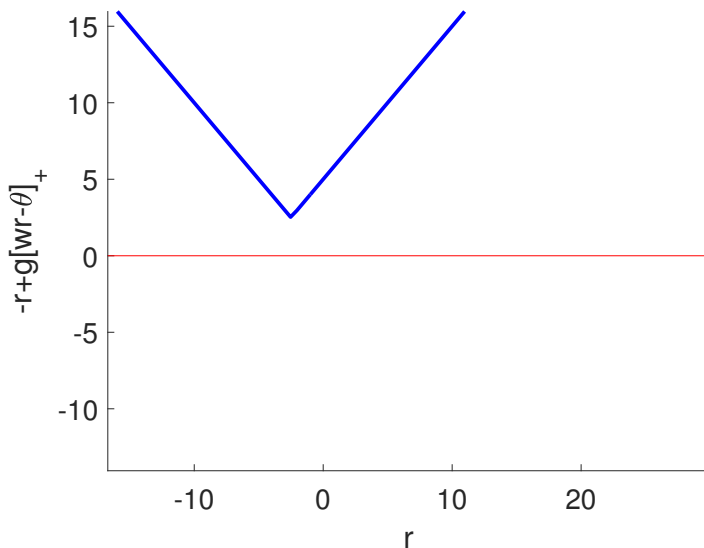
A 13. ábrán látható, hogy a C tartományban levő paraméterértékek esetén a (4) egyenlet jobboldala $r = 10$ esetén egyenlő 0-val, azaz csak $r = 10$ az egyenlet egyensúlyi pontja. A 2.2 részben kiszámoltak alapján az $r = 10$ stabil egyensúlyi pont, a stabilitást piros nyilakkal ábrázoltuk.

Ebben az esetben a (4) differenciálegyenletnek van egyensúlyi pontja, ezért az általa modellezett neuronpopulációnak van vonzó nyugalmi helyzete.

Nulla darab egyensúlyi pont esete

A (4) differenciálegyenletnek nincs egyensúlyi pontja, ha a paraméterértékek a D síkrészbe esnek.

Az ábra az alábbi rögzített paraméterértékekkel készült: $w = 2$, $g = 1$, $\theta = -5$



14. ábra. A (4) differenciálegyenlet jobboldala az r függvényében ábrázolva, ha a paraméterértékek a D síkrészbe esnek.

$t \rightarrow \infty$ esetén a megoldások semmilyen r_0 esetén sem korlátosak, ezért nincs stabil egyensúlyi pont.

A 14. ábrán látható, hogy a D tartományba eső paraméterértékek esetén az (4) egyenlet jobboldala semmilyen r esetén sem egyenlő 0-val, azaz az egyenletnek nincs egyensúlyi pontja.

Ekkor az egyenlet által modellezett neuronpopulációnak nincs nyugalmi helyzete. Ez a jelenség amiatt fordulhat elő a modellben, mert az alkalmazott aktivációs függvény nem korlátos.

3.fejezet

Ebben a fejezetben az előzőekben vizsgált modellt adaptációval egészítjük ki, tehát a differenciálegyenlet rendszer kétdimenziós.

Arra szeretnénk választ kapni, hogy adott paraméterértékek esetén mit mondhatunk a rendszer egyensúlyi pontjairól és stabilitásáról valamint, hogy mely paraméterértékeknél történik topologikus változás.

Először a differenciálegyenlet egyensúlyi pontjait, majd azok stabilitását és típusát határozzuk meg a matematikai eszköztárban leírt fogalmak és állítások segítségével és a w , a θ és a β paraméterek által meghatározott síkokon ábrázoljuk az eredményeket. Ezután a topologikusan különböző eseteket egyenként is megvizsgáljuk, az érdekesebbeket fázisképen is megmutatjuk. Az eközben megfigyelt egyensúlyi pontok számának csökkenését, stabilitás változásokat és periodikus pályák léltrejöttét különböző típusú bifurkációkkal magyarázzuk.

Vizsgált differenciálegyenlet adaptációval a következő alakban írható fel

$$\begin{cases} \dot{r} = -r + g \cdot [wr - \theta - a]_+ \\ \dot{a} = -a + \beta r. \end{cases} \quad (5)$$

3.1 Egyensúlyi pontok meghatározása

Az egyensúlyi pontokat az

$$\begin{cases} -r + g \cdot [wr - \theta - a]_+ = 0 \\ -a + \beta r = 0 \end{cases} \quad (6)$$

egyenletrendszer megoldásaiként kaphatjuk meg.

Két esetet különböztetünk meg $wr - a - \theta$ előjele szerint:

1. Ha $wr - a - \theta < 0$ Ekkor az egyensúlyi pontokat meghatározó egyenletrendszer

$$\begin{cases} -r = 0 \\ -a = 0. \end{cases}$$

Ekkor a $wr - a - \theta < 0$ feltétel $\theta > 0$ alakban írható fel, azaz pozitív θ esetén az $(r, a) = (0, 0)$ egyensúlyi pont. Nevezzük el első típusú egyensúlyi pontnak.

2. Ha $wr - a - \theta \geq 0$ Ekkor az egyensúlyi pontokat meghatározó egyenletrendszer

$$\begin{cases} r(gw - 1) - ga - \theta g = 0 \\ -a + \beta r = 0, \end{cases}$$

melynek megoldásai

$$a = \frac{\beta g \theta}{gw - 1 - \beta g}$$

$$r = \frac{ga + g\theta}{gw - 1} = \frac{g \frac{\beta g \theta}{gw - 1 - \beta g} + g\theta}{gw - 1}.$$

Ekkor a $wr - a - \theta < 0$ feltétel

$$w \frac{g \frac{\beta g \theta}{gw - 1 - \beta g} + g\theta}{gw - 1} - \frac{\beta g \theta}{gw - 1 - \beta g} - \theta \geq 0$$

alakban írható fel, amely átalakítások és egyszerűsítések után

$$\theta \left(\frac{1}{gw - 1 - \beta g} \right) \geq 0$$

egyenlőtlenséggé írható át.

A feltétel rögzített előjelű θ esetén tovább egyszerűsödik.

Ha $\theta \geq 0$, akkor

$$\frac{1}{gw - 1 - \beta g} \geq 0$$

$$gw - 1 - \beta g \geq 0$$

$$g(w - \beta) \geq 1$$

Ha $\theta < 0$, akkor

$$\frac{1}{gw - 1 - \beta g} < 0$$

$$gw - 1 - \beta g < 0$$

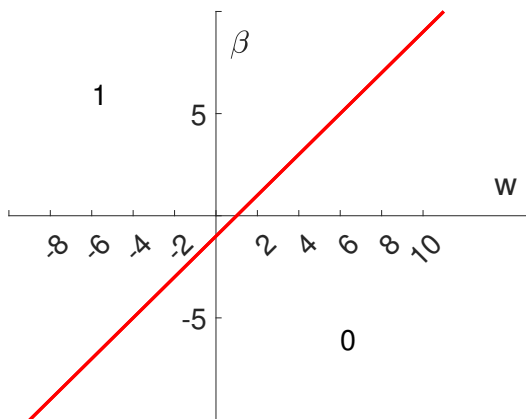
$$g(w - \beta) < 1$$

Tehát pozitív θ esetén $gw - 1 - \beta g < 0$ teljesülésekor és negatív θ esetén $gw - 1 - \beta g \geq 0$ teljesülésekor lesz egyensúlyi pont a $\left(\frac{g \frac{\beta g \theta}{gw - 1 - \beta g} + g\theta}{gw - 1}, \frac{\beta g \theta}{gw - 1 - \beta g} \right)$ pontban. Nevezzük el második típusú egyensúlyi pontnak.

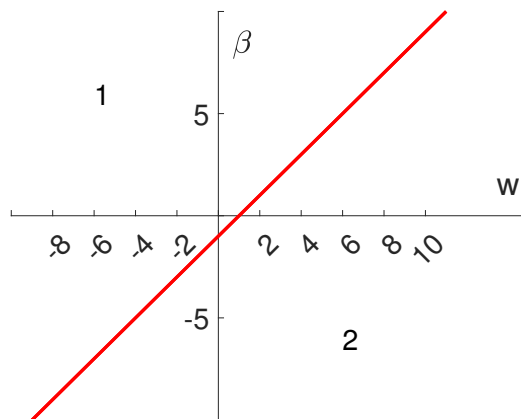
Az első és második esetben kapott tartományok, ahol az egyensúlyi pont létezik a $\theta = 0$ és a $gw - 1 - \beta g = 0$ görbék által vannak meghatározva. Ezért a tartományok fedésben lehetnek egymással, lehet hogy két egyensúlyi pontja van a rendszernek és az is előfordulhat, hogy egy sem.

A fenti eredmények alapján az egyensúlyi pontok számát két-két paraméter által kifeszített síkokon ábrázoljuk.

A $w - \beta$ síkon A rendszer a $\theta = 0$ és a $gw - 1 - \beta g = 0$ egyenletek által meghatározott görbék mentén változik meg topologikusan, ezért a $w - \beta$ síkon való ábrázolásnál két külön esetet kapunk pozitív és negatív θ -ra. Az 1 meredekségű egyenes a $-\frac{1}{g}$ -pontban metszi a β tengelyt. $\theta > 0$ esetén a rendszernek legfeljebb 1 egyensúlyi pontja lehet, míg $\theta < 0$ esetén 1 vagy 2.



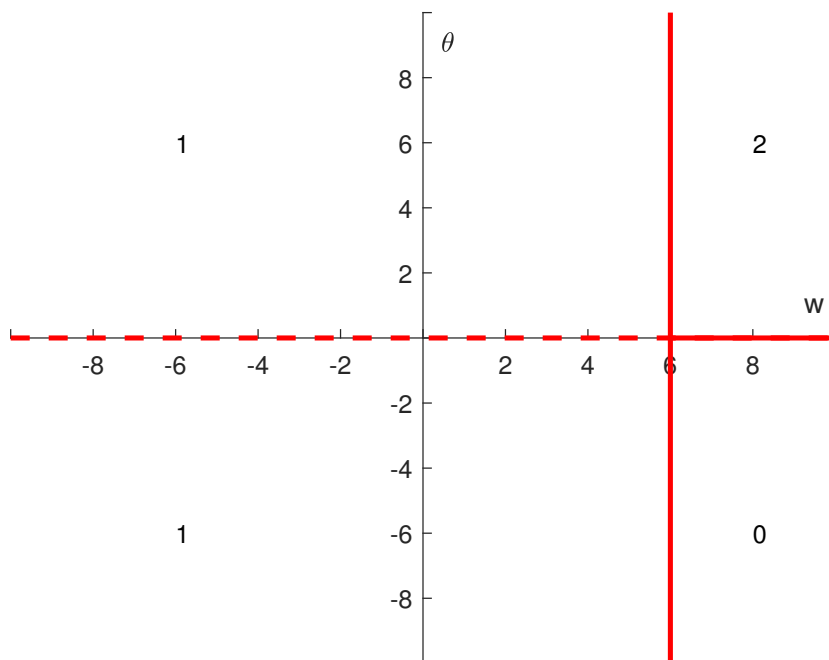
(a) negatív θ esetén



(b) pozitív θ esetén

15. ábra. Egyensúlyi pontok száma a $w - \beta$ síkon, $g = 1$ esetén.

A $w - \theta$ síkon A függőleges egyenes $\frac{1}{g} + \beta$ -ben metszi az w tengelyt. Az így kapott síkrészekben a modellnek 0, 1 vagy 2 egyensúlyi pontja van.



16. ábra. Egyensúlyi pontok száma a $w - \theta$ síkon, $g = 1$, $\beta = 5$ esetén.

3.2 Egyensúlyi pontok stabilitásának vizsgálata

A 2.Tétel alapján a rendszer stabilitása az együttható mátrixok sajátértékeinek vizsgálatával állapítható meg. Két esetet különböztetünk meg $wr - a - \theta$ előjele szerint:

1. **Ha $wr - a - \theta < 0$** Ekkor az (5) differenciálegyenlet rendszer

$$\begin{cases} \dot{r} = -r \\ \dot{a} = -a + \beta r \end{cases}$$

alakban írható fel, ezért az együttható mátrix $\begin{pmatrix} -1 & 0 \\ \beta & -1 \end{pmatrix}$, melynek sajátértékei $\lambda_{1,2} = -1$, egyaránt negatívak, ezért az első típusú egyensúlyi pont stabil.

2. **Ha $wr - a - \theta \geq 0$** Ekkor az (5) differenciálegyenlet rendszer

$$\begin{cases} \dot{r} = r(gw - 1) - ga - \theta g \\ \dot{a} = -a + \beta r \end{cases}$$

alakú, tehát az együttható mátrix $\begin{pmatrix} -1 + gw & -g \\ \beta & -1 \end{pmatrix}$, melynek karakterisztikus polinomja

$$(1 + x)(1 - gw + x) + \beta g = x^2 + (2 - gw)x + 1 - gw + \beta g,$$

ezért a sajátértékek $\frac{-(2-gw) \pm \sqrt{(2-gw)^2 - 4(1-gw+\beta g)}}{2}$ alakban írhatóak fel.

Ha $g^2w^2 - 4\beta g \geq 0$ és $2 - gw \geq 0$, akkor

$$Re\lambda_{1,2} \geq 0 \iff 0 \leq gw - 1 - \beta g$$

Ezért $0 \leq gw - 1 - \beta g$ esetén van pozitív sajátérték, azaz az egyensúlyi pont instabil.

Ha $g^2w^2 - 4\beta g \geq 0$ és $2 - gw < 0$, akkor a sajátértékek előjelét meghatározó egyenlőtlenségből

$$\sqrt{g^2w^2 - 4\beta g} \geq 2 - gw$$

adódik, amely mindig teljesül, hiszen a jobboldal mindig negatív a baloldal mindig pozitív, így ekkor az egyensúlyi pont instabil.

Ha $g^2w^2 - 4\beta g < 0$, akkor a sajátértékek valósrészei $Re\lambda_{1,2} = \frac{gw-2}{2}$, azaz $gw - 2 \geq 0$ esetén instabil a második típusú egyensúlyipont.

Az eseteket összegezve, ha θ negatív, $gw - 2 > 0$ esetén instabil a második típusú egyensúlyi pont és $gw - 2 < 0$ esetén stabil.

Ha θ pozitív, akkor csak a $g^2w^2 - 4\beta g < 0$ és $gw - 2 < 0$ esetben lehetne stabil a második típusú egyensúlyi pont, de a

$$\begin{cases} gw^2 - 4\beta < 0 \\ gw - 2 < 0 \\ gw - 1 - \beta g > 0 \end{cases}$$

egyenlőtlenségrendszernek nincs olyan megoldása, hogy g nem negatív, így ez az eset nem állhat elő, a második típusú egyensúlyi pont mindig instabil, ha θ pozitív.

Andronov–Hopf-bifurkáció

Az (5) rendszer kétdimenziós, ezért alkalmazhatjuk a 6.Állítást Andronov–Hopf-bifurkáció megkeresésére. Abban az esetben, amikor az első típusú egyensúlyi pont jön létre, akkor az együtt-hatómátrix nyoma -2 , azaz nem választhatóak úgy a paraméterértékek, hogy 0 legyen, tehát ekkor nincs Andronov-Hopf bifurkáció. Abban az esetben, amikor a második típusú egyensúlyi pont jön létre az együtt-hatómátrix nyoma: $-2 + gw$, ezért $gw = 2$ egyenlet által meghatározott görbe lesz a Hopf-görbe. A Hopf-görbe csak ott értelmezhető, ahol valóban van ilyen típusú egyensúlyi pont, azaz ha

$$\begin{cases} \theta < 0 \\ gw - 1 - \beta g < 0 \end{cases}$$

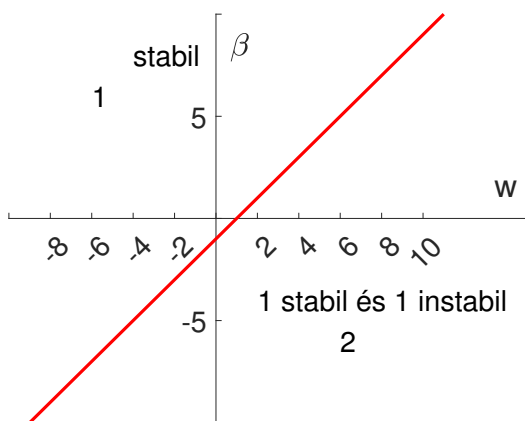
egyenlőtlenségrendszer teljesül a paraméterértékekre.

Az egyensúlyi pont stabilitása az előző rész eredményei alapján éppen $gw = 2$ esetén változik meg, ennek oka tehát, hogy Andronov–Hopf-bifurkáció történik.

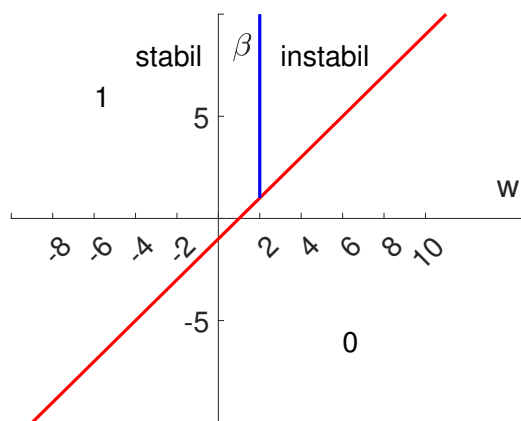
Ábrázolás paramétersíkon

Az előző részben készített 15 és 16, a paraméterek által meghatározott ábrákba beírva a stabilitásról ebben a részben kapott eredményeket, valamint ábrázolva a Hopf-görbét a 17. és a 18. ábrát kapjuk.

A $w - \beta$ síkon A kapott feltételek alapján stabilitásváltozás, és így Andronov–Hopf-bifurkáció csak negatív θ értékek esetén lehetséges. A Hopf-görbe, ekkor egy függőleges félegyenes, (a $gw - 1 - \beta g < 0$ feltétel miatt nem a teljes egyenes) amely $\frac{2}{g}$ -ben metszené az w tengelyt. Balról jobbra átlépve tehát a bifurkációs görbét az egyensúlyi pont elveszíti a stabilitását és stabil határciklus születik. Pozitív θ mellett egy egyensúlyi pont esetén az mindig stabil, két egyensúlyi pont esetén egy stabil egy pedig instabil.



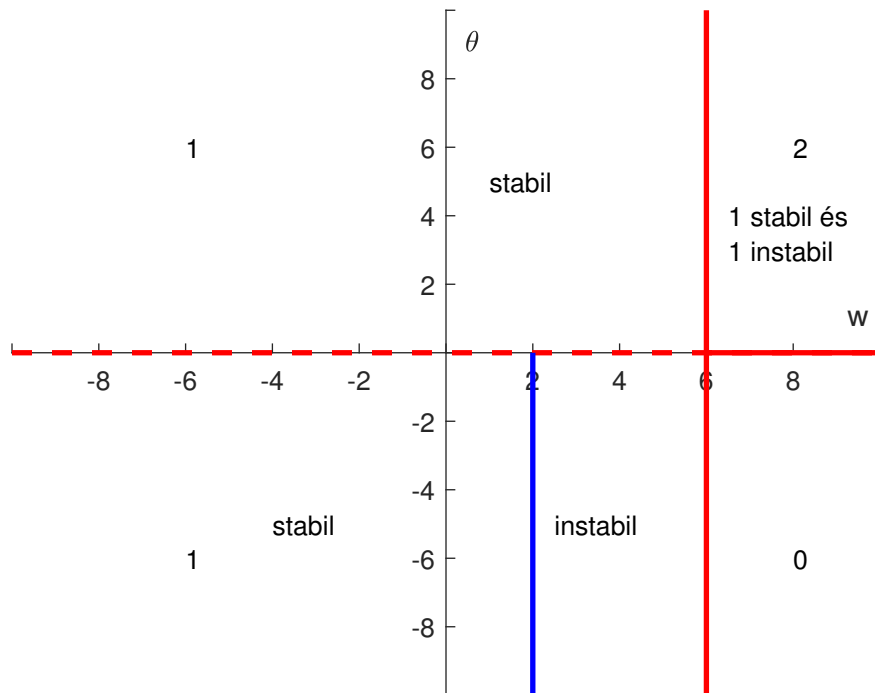
(a) ha θ pozitív



(b) ha θ negatív

17. ábra. Egyensúlyi pontok száma, stabilitása és a Hopf-görbe a $w - \beta$ síkon, θ előjele alapján szétbontva.

A $w - \theta$ síkon A Hopf-görbe egy függőleges félegyenes, amely $\frac{2}{g}$ -ben metszi az w tengelyt.



18. ábra. Egyensúlyi pontok száma, stabilitása és a Hopf-görbe a $w - \theta$ síkon.

Speciális bifurkáció $\theta = 0$ -ban Ha $\frac{2}{g} < w < \frac{1}{g} + \beta$, akkor $\theta > 0$ paraméterérték esetén egy stabil egyensúlyi pont van, $\theta < 0$ esetén pedig egy instabil egyensúlyi pont és egy stabil határciklus, ezért $\theta = 0$ -ban bifurkáció van, amely azonban létrejöttének módja miatt nem szuperkritikus Andronov-Hopf bifurkáció, a rendszer Jacobi-mátrixának nyoma nem 0.

θ értékét csökkentve a periodikus pálya tart a 0-ba, mérete csökken és $\theta = 0$ -ban a második típusú egyensúlyi pont $a = \frac{\beta g \theta}{g w - 1 - \beta g} = 0$ és $r = \frac{g a + g \theta}{g w - 1} = 0$, ami egybeesik az első típusú egyensúlyi ponttal. Az itt látott bifurkáció megjelenése ahhoz köthető, hogy a rendszer szakaszonként lineáris, a fázisképen észlelt változás egybeesik az esetváltással, melyről a [7] cikk 3.6 szakaszában olvashatunk.

3.3 Második típusú egyensúlyi pont csomó, fókusz vagy nyereg?

Ha a második típusú egyensúlyi pont viselkedését szeretnénk vizsgálni, akkor a $\begin{pmatrix} -1 + gw & -g \\ \beta & -1 \end{pmatrix}$ együtthatómátrix tulajdonságait kell figyelembe vennünk.

Az együtthatómátrix determinánsa

$$(-1 + gw)(-1) + \beta g = 1 - gw + \beta g,$$

ha ez negatív, akkor a 4.Állítás alapján az egyensúlyi pont nyereg, azaz a korábbi eredmények alapján a második típusú egyensúlyi pont $\theta > 0$ esetén mindig nyeregpont és $\theta < 0$ esetén sosem az. Az első típusú egyensúlyi pontról tudjuk, hogy nem lehet nyeregpont, hiszen beláttuk, hogy stabil.

A 5.Állítás alapján az együtthatómátrix determinánsa és nyoma segítségével megállapítható, hogy az egyensúlyi pontok típusa csomó vagy fókusz. A determinánsról már láttuk, hogy $1 - gw + \beta g$, a nyom $-2 + gw$, ezért

$$tr^2 - 4det = (-2 + gw)^2 - 4(1 - gw + \beta g) = g^2w^2 - 4\beta g,$$

tehát ha $g^2w^2 - 4\beta g > 0$, akkor az egyensúlyi pont fókusz, ha $g^2w^2 - 4\beta g < 0$, akkor az egyensúlyi pont csomó.

Andronov–Hopf-bifurkáció a végtelenben

Annak megértéséhez, hogy mi történik a rendszer megoldásaival, amikor a második típusú egyensúlyi pont fókuszról csomóvá válik, vizsgáljuk meg a periodikus pályák képződését. A $[wr - \theta - a]_+$ függvény töréspontja miatt nem lineáris a differenciálegyenlet-rendszer és a korábbi számolások során már láthattuk, hogy $wr - \theta - a < 0$ és $wr - \theta - a > 0$ esetén lényegesen másképp viselkedik a modell.

Rajzoljuk be az esetek határát adó $wr - \theta - a = 0$ görbét egy olyan ábrán, ahol a -t az r függvényében ábrázoljuk.

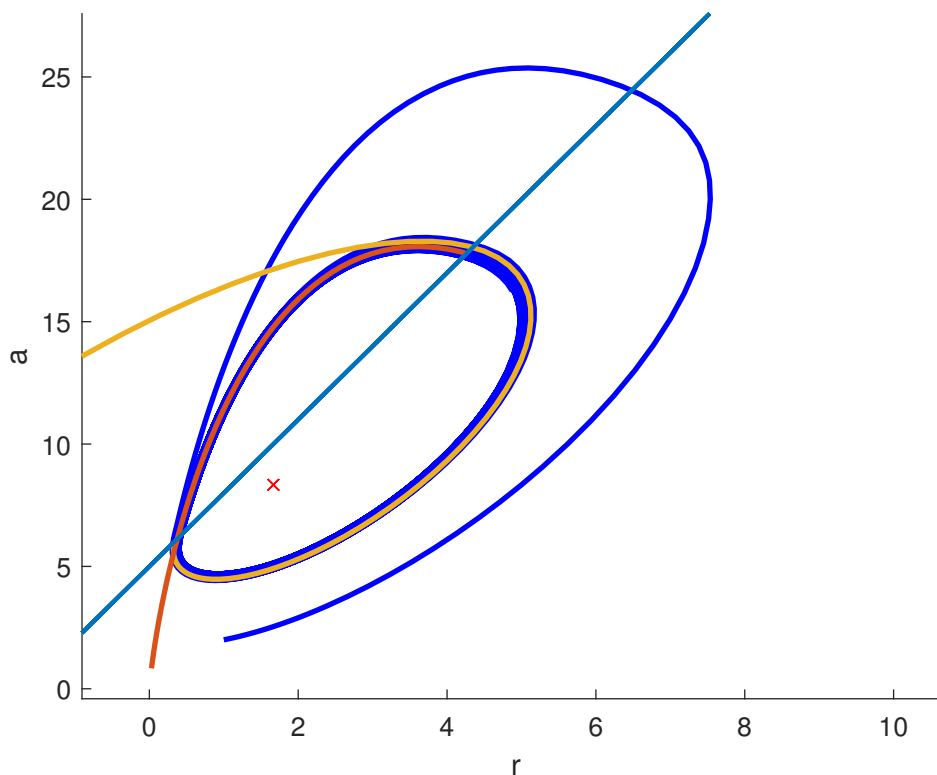
$$\begin{aligned} wr - \theta - a &= 0 \\ a &= wr - \theta \end{aligned}$$

tehát a w meredekségű egyenes $-\theta$ -ban metszi az a tengelyt.

Ha $wr - \theta - a < 0$, akkor a megoldás pályája egy olyan rendszerként működik, amelynek a $(0,0)$ -ban van egy stabil egyensúlyi pontja, ha $wr - \theta - a > 0$ akkor egy instabil fókuszú lineáris rendszerként viselkedik.

Az ábrába pirossal berajzoljuk az első lineáris rendszer a periodikus pályáról indított megoldását, sárgával a második lineáris rendszer a periodikus pályáról indított megoldását. A periodikus pályát az hozza létre, hogy az első lineáris rendszer amelyik pontban metszi a $wr - \theta - a = 0$ görbét onnan a másodikat elindítva az egy olyan pontban metszi újból a $wr - \theta - a = 0$ görbét, ahonnan az első rendszer visszatér az előző megoldásához.

Az ábra az alábbi rögzített paraméterértékekkel készült: $g = 1$, $w = 3$, $\theta = -5$, $\beta = 5$



19. ábra. Stabil periodikus pálya a két esetet elválasztó egyenessel és a lineáris rendszerek pályái.

$w = \sqrt{20}$ -ban a fókuszból csomó lesz, ezért a második lineáris rendszer pályája nem fogja többé metszeni a $wr - \theta - a = 0$ görbét, így nem jöhet létre a periodikus pálya. Ennek következtében a Hopf-görbén született periodikus pálya eltűnik, melyről fázisképet a következő szakaszban mutatunk.

Ábrázolás paramétersíkon

A paraméterek által meghatározott ábrába beírva a típusokról kapott eredményeket a következőt kapjuk:

A $w - \theta$ síkon

$$g^2 w^2 - 4\beta g = 0$$

$$w^2 = \frac{4\beta}{g}$$

$$\pm w = \sqrt{\frac{4\beta}{g}},$$

ezért a függőleges egyenesek a $\pm\sqrt{\frac{4\beta}{g}}$ -ben metszik a w -tengelyt.

Ha a paraméterértékek a 20. ábrán az A síkrészbe esnek, akkor a differenciálegyenlet-rendszernek egy stabil első és egy instabil nyereg típusú egyensúlyi pontja van. Innen a B síkrészbe átlépve egy olyan nyereg-csomó bifurkáció történik, ahol az egyensúlyi pontok száma eggyel csökken.

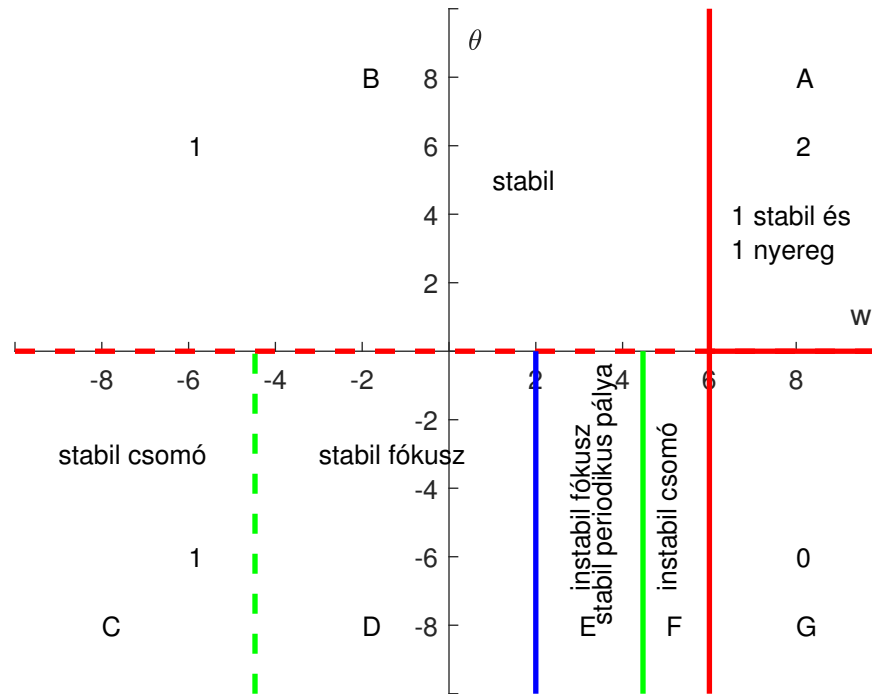
Ha a paraméterértékek a B síkrészbe esnek, akkor az (5) modellnek egy stabil első típusú egyensúlyi pontja van. Innen a C és D síkrészbe átlépve nem történik bifurkáció, azonban az egyensúlyi pont az első típusúból második típusúvá változik.

Ha a paraméterértékek a C és D síkrészbe esnek, akkor a rendszernek egy stabil második típusú egyensúlyi pontja van, mely a C síkrészben csomó, a D síkrészben fókusz. Az előző rész eredményei alapján sem a C sem a D esetben nincs periodikus pálya, így köztük nincs bifurkáció. A D síkrészből az E-be átlépve Andronov–Hopf-bifurkáció történik.

Ha a paraméterértékek az E síkrészbe esnek, akkor a vizsgált modellnek egy instabil fókusz típusú egyensúlyi pontja lesz, mely körül stabil határciklus található. Innen az F síkrészbe átlépve egy végtelenbeli Andronov–Hopf-bifurkáció történik, melynek következtében eltűnik a peiodikus pálya.

Ha a paraméterértékek az F síkrészbe esnek, akkor a differenciálegyenlet-rendszernek egy instabil csomó típusú egyensúlyi pontja lesz. Innen a G síkrészbe átlépve egy olyan nyereg-csomó bifurkáció történik, ahol az egyensúlyi pontok száma eggyel csökken.

Ha a paraméterértékek a G síkrészbe esnek, akkor a rendszernek nincs egyensúlyi pontja, a megoldások a végtelenhez tartanak. Innen az A síkrészbe átlépve nyereg-csomó bifurkáció történik, melynek következtében két egyensúlyi pont jön létre.



20. ábra. Egyensúlyi pontok száma, stabilitása és típusa a $w - \theta$ síkon.

A $w - \beta$ síkon

Periodikus pálya $\theta < 0$ esetén képződik, így a $\theta > 0$ esetén készült $w - \beta$ paramétersíkos ábra nem tartalmazna új információt a 17a ábrához képest, azon kívül, hogy az instabil egyensúlyi pont egy nyereg.

$$g^2 w^2 - 4\beta g = 0$$

$$\beta = \frac{g w^2}{4},$$

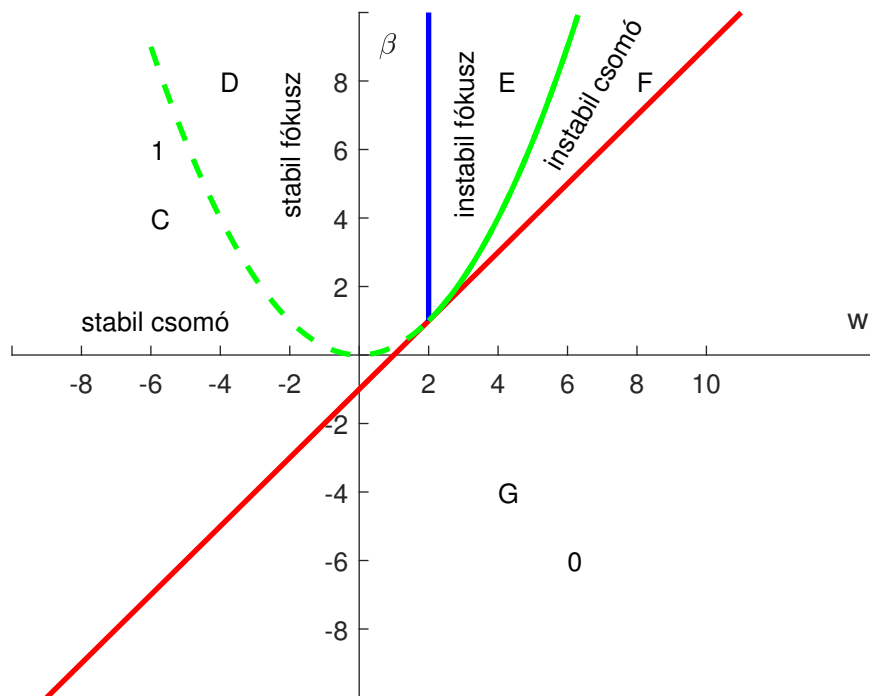
ezért egy $\frac{g w^2}{4}$ egyenletű parabola lesz az elválasztó görbe.

Ha a paraméterértékek a 21. ábrán a C és D síkrészbe esnek, akkor a differenciálegyenlet-rendszernek egy stabil második típusú egyensúlyi pontja lesz, C síkrészben csomó, a D síkrészben fókusz. Az előző rész eredményei alapján sem a C sem a D esetben nincs periodikus pálya, így köztük nincs bifurkáció. A D síkrészből az E-be átlépve Andronov–Hopf-bifurkáció történik.

Ha a paraméterértékek az E síkrészbe esnek, akkor a modellnek egy instabil fókusz típusú egyensúlyi pontja lesz, mely körül a stabil periodikus pálya található. Innen az F síkrészbe átlépve egy végtelenbeli Andronov–Hopf-bifurkáció történik, melynek következtében a periodikus pálya eltűnik.

Ha a paraméterértékek az F síkrészbe esnek, akkor a rendszernek egy instabil csomó típusú egyensúlyi pontja lesz. Innen a G síkrészbe átlépve egy olyan nyereg-csomó bifurkáció történik, ahol az egyensúlyi pontok száma eggyel csökken.

Ha a paraméterértékek a G síkrészbe esnek, akkor a differenciálegyenlet-rendszernek nem lesz egyensúlyi pontja, a megoldások a végtelenhez tartanak. Innen a C síkrészbe átlépve nyereg-csomó bifurkáció történik, melynek következtében egy egyensúlyi pont születik.



21. ábra. Egyensúlyi pontok száma, stabilitása és típusa a $w - \beta$ síkon negatív θ esetén.

3.4 Esetek vizsgálata

A fejezet eddigi részében azt kaptuk, hogy a paraméterértékek választásától függően az (5) differenciálegyenlet megoldása a második fejezetben vizsgált esethez hasonlóan négy topologikusan különböző alakot vehet fel, de amikor egy darab második típusú egyensúlyi pontja van a rendszernek, akkor a stabilitás megváltozhat és periodikus pálya jöhet létre. Ebben a szakaszban megvizsgáljuk mind a négy esetben, hogy $t \rightarrow \pm\infty$ esetén a megoldások hova tartanak, fázisíkon és idő függvényében is készítünk ábrákat.

Egy első típusú egyensúlyi pont és egy nyeregpont

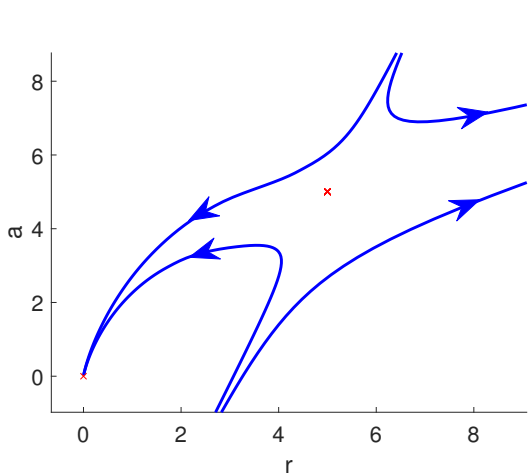
Ez az eset akkor áll elő, amikor

$$\begin{cases} \theta > 0 \\ gw - 1 - \beta g > 0 \end{cases}$$

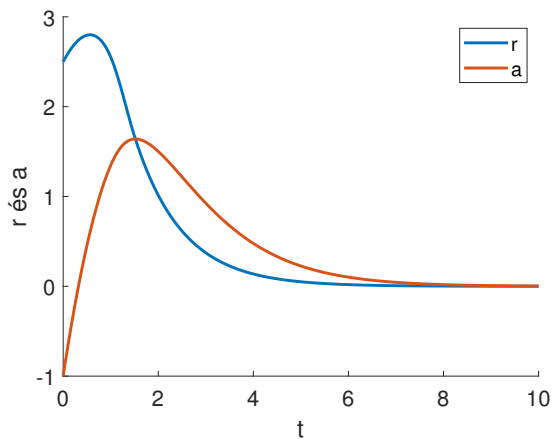
teljesül, azaz, amikor a 20. ábrán a paraméterértékek az A tartományba esnek.

Az ábrák az alábbi rögzített paraméterértékekkel készültek: $w = 3, g = 1, \theta = 5, \beta = 1$

Ekkor az $\left(\frac{g \frac{\beta g \theta}{gw-1-\beta g} + g\theta}{gw-1}, \frac{\beta g \theta}{gw-1-\beta g} \right) = (5, 5)$ pont nyeregpont, a $(0, 0)$ pedig csomó.



(a) fázisképen



(b) idő függvényében egy olyan eset, amikor a megoldás a stabil egyensúlyi pontba tart

22. ábra. A rendszer ábrázolása.

Ebben az esetben az (5) differenciálegyenletnek két egyensúlyi pontja van, ezért az általa modellezett neuronpopulációnak két nyugalmi helyzete van, azonban csak az egyik vonzó.

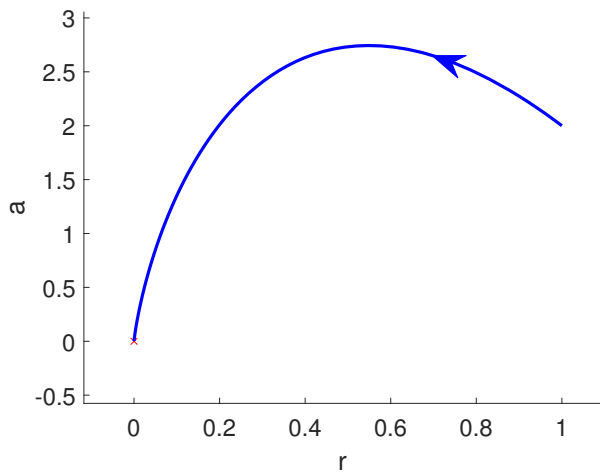
Egy első típusú egyensúlyi pont

Ez az eset akkor áll elő, amikor

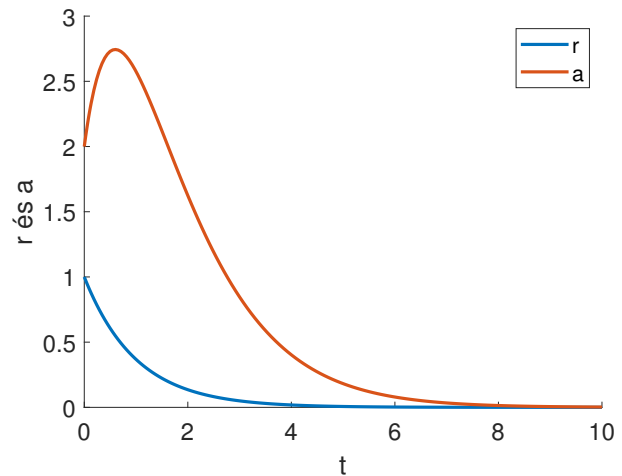
$$\begin{cases} \theta > 0 \\ gw - 1 - \beta g < 0 \end{cases}$$

teljesül. A 20. ábra paramétertartományai közül ez az egyenlőtlenség annak felel meg, hogy a B tartományba esnek a paraméterértékek.

Az ábrák az alábbi rögzített paraméterértékekkel készültek: $w = 2$, $g = 1$, $\theta = 5$, $\beta = 5$



(a) fázisképen



(b) idő függvényében

23. ábra. Az $r = 0$, $a = 0$ egyensúlyi pont.

A $(0, 0)$ stabil egyensúlyi pont, ráadásul globálisan vonzó, hiszen $t \rightarrow \infty$ esetén a megoldások közelednek hozzá tetszőleges kezdeti feltétel mellett, és $r_0 = 0$ esetén a megoldás az egyensúlyi helyzetben marad.

Ebben az esetben az (5) differenciálegyenletnek van egyensúlyi pontja, ezért az általa modellezett neuronpopulációnak van nyugalmi helyzete, amely vonzó.

Egy második típusú egyensúlyi pont

Ez az eset akkor áll elő, amikor

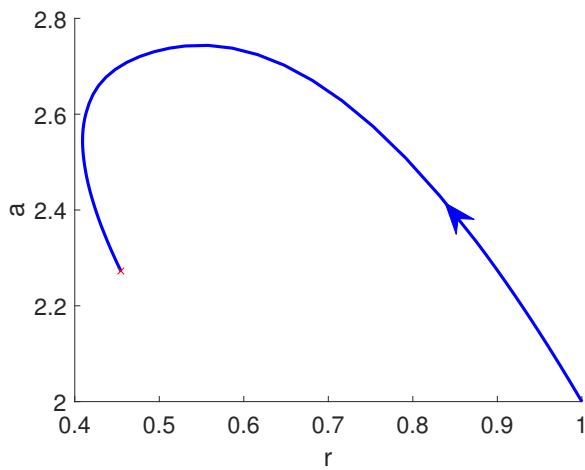
$$\begin{cases} \theta < 0 \\ gw - 1 - \beta g < 0 \end{cases}$$

teljesül. Ez az eset a 20. ábra és a 21. ábra C, D, E, F tartományainak felel meg.

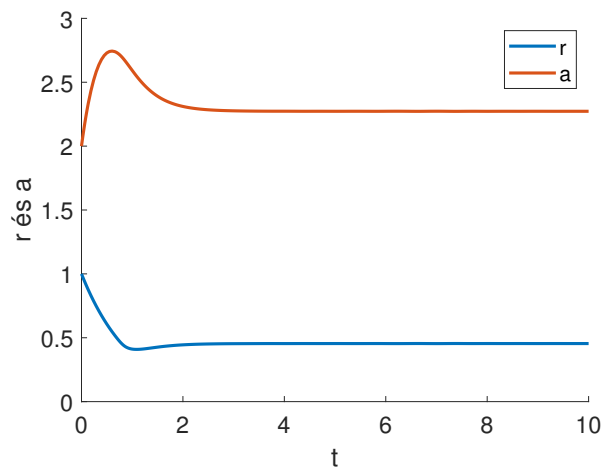
Az ábrák az alábbi rögzített paraméterértékekkel készültek: $g = 1$, $\theta = -5$, $\beta = 5$

w -t változtatva figyeljük meg, hogy hogyan változik az egyensúlyi pont típusa és stabilitása.

$w = -5$



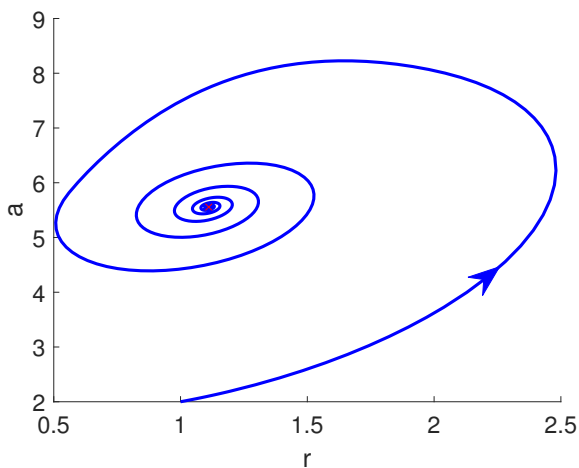
(a) fázisképen



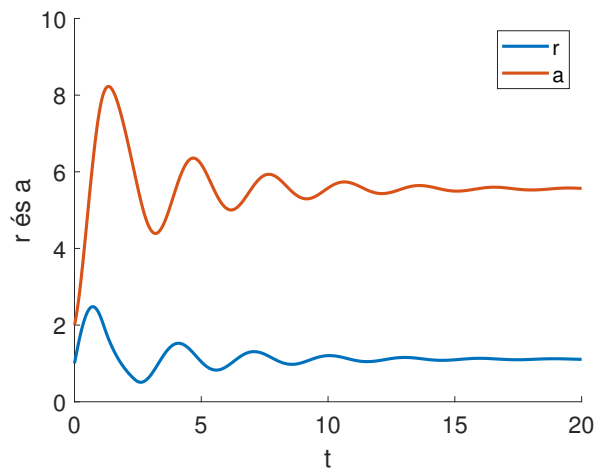
(b) idő függvényében

24. ábra. A $(\frac{5}{11}, \frac{25}{11})$ -ben levő egyensúlyi pont stabil csomó.

$w = 1,5$



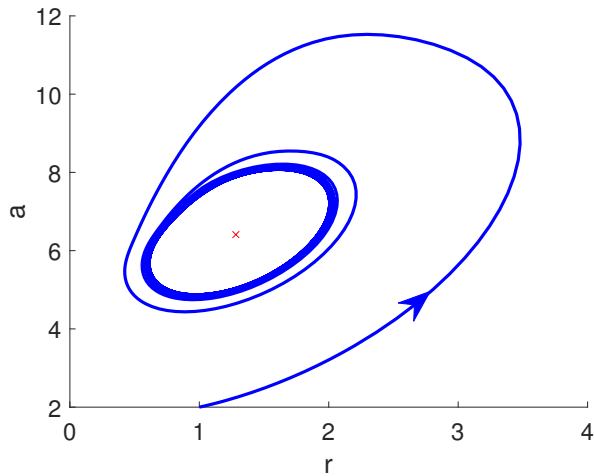
(a) fázisképen



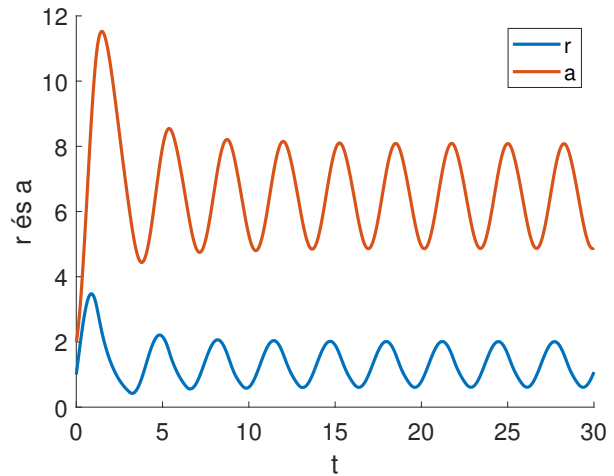
(b) idő függvényében

25. ábra. A $(\frac{50}{41}, \frac{250}{41})$ -ben levő egyensúlyi pont stabil fókusz.

$$w = 2,1$$



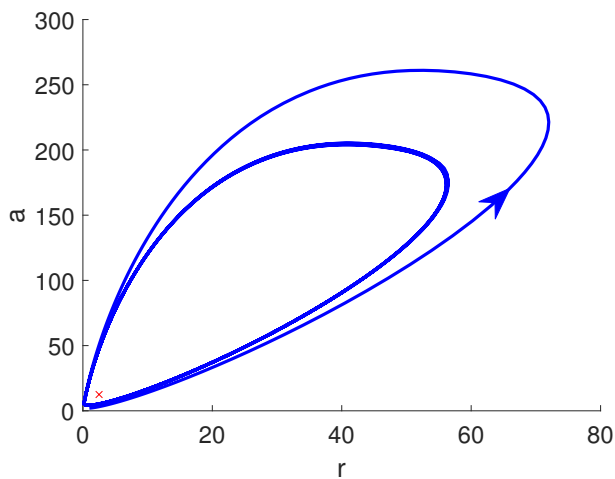
(a) fázisképen



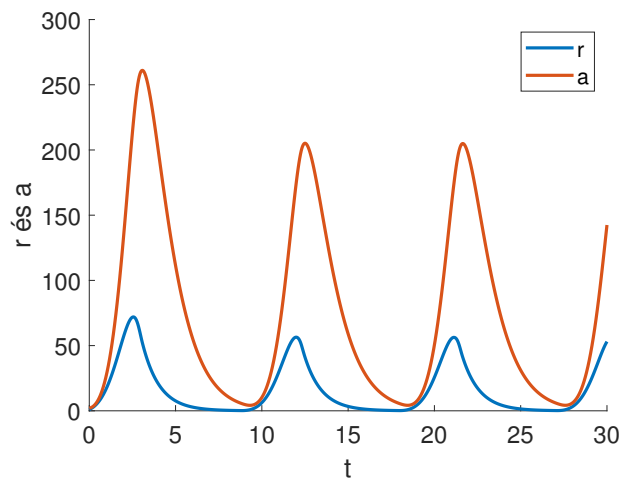
(b) idő függvényében

26. ábra. A $(\frac{50}{39}, \frac{250}{39})$ -ben levő stabil fókusz, instabillá vált és stabil periodikus pálya keletkezett körülötte.

$$w = 4$$



(a) fázisképen

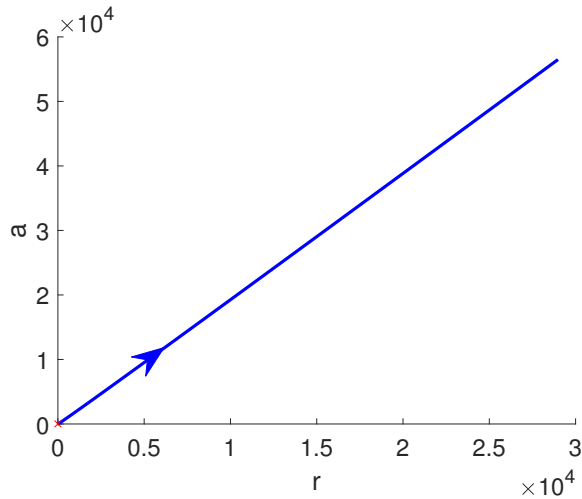


(b) idő függvényében

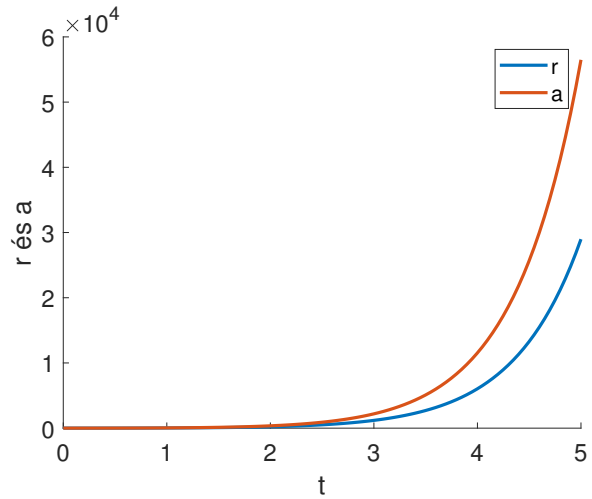
27. ábra. A $(\frac{5}{2}, \frac{25}{2})$ egyensúlyi pont instabil fókusz, a stabil periodikus pálya mérete jelentősen megnőtt

A 20. ábrán és a 21. ábrán a $w = -5$ a C tartományba esik, a $w = 1,5$ a D tartományba, a $w = 4,5$ az F tartományba. A $w = 2,1$ és $w = 4$ egyaránt az E tartományba esnek, az ábrapárokon a w növelésével a periodikus pálya tulajdonságaiban bekövetkező változásokat figyelhetjük meg. A periodikus pálya megnő és formája is megváltozik, kisebb w esetén az r tüzelési ráta növekedési és csökkenési periodusai azonosan hosszúak, nagyobb w esetén a növekedési periodus gyorsabb, mint a csökkenési.

$$w = 4,5$$



(a) fázisképen



(b) idő függvényében

28. ábra. A $(\frac{10}{3}, \frac{50}{3})$ -ban levő egyensúlyi pont instabil csomó, mely körül végtelen nagy periodikus pálya keletkezett.

Ha a paraméterértékek a 20.ábra C, D, E, F tartományokba esnek, akkor a C és D tartományok esetén van stabil egyensúlyi helyzet, a többi esetben instabil az egyensúlyi pont. E tartományban van stabil periodikus pálya, amely azonban nem stabil egyensúlyi helyzet, hiszen a neuron folyamatos tüzelést hajt végre. F-ben ez a periodikus pálya már nem létezik, mert E és F tartományok határán kiment a végtelenbe.

Az egyensúlyi helyzet globálisan vonzó, ha a paraméterértékek a C vagy D tartományba esnek, hiszen $t \rightarrow \infty$ esetén a megoldások közelednek hozzá tetszőleges kezdeti feltétel mellett, és ha a megoldás az egyensúlyi pontban van, akkor a megoldás az egyensúlyi helyzetben marad.

Ebben az esetben az (5) differenciálegyenletnek $gw - 2 \leq 0$ esetén van stabil egyensúlyi pontja, ezért az általa modellezett neuronpopulációnak van nyugalmi helyzete, amely vonzó; $g^2w^2 - 4\beta g \leq 0$ esetén van periodikus pályája, ezért az általa modellezett neuronpopuláció sorozatosan tüzel; különben az egyensúlyi helyzet instabil.

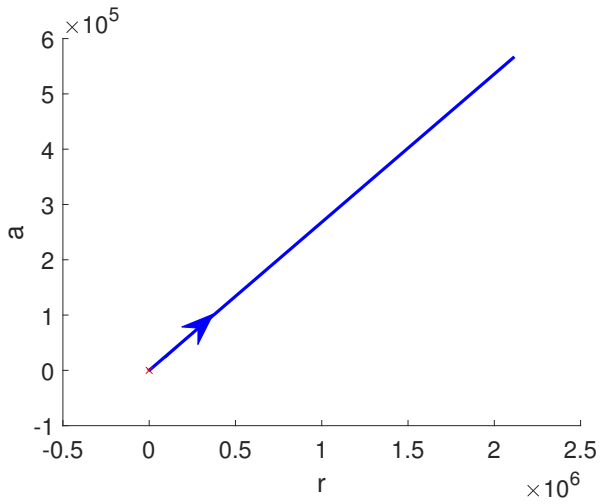
Nincs egyensúlyi pont

Ez az eset akkor áll elő, amikor

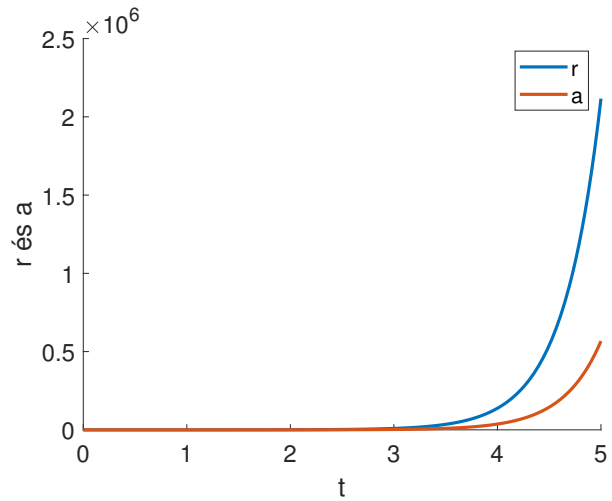
$$\begin{cases} \theta < 0 \\ gw - 1 - \beta g > 0 \end{cases}$$

teljesül, vagyis, amikor a 20. ábrán a paraméterértékek az G tartományba esnek.

Az ábrák az alábbi rögzített paraméterértékekkel készültek: $w = 4$, $g = 1$, $\theta = -5$, $\beta = 1$



(a) fázisképen



(b) idő függvényében

29. ábra. A rendszer ábrázolása.

$t \rightarrow \pm\infty$ esetén a megoldások semmilyen r_0 esetén sem korlátosak, ezért nincs egyensúlyi pont.

Ebben az esetben az (5) differenciálegyenletnek nincs egyensúlyi pontja, ezért az általa modellezett neuronnak nincs nyugalmi helyzete, mely az alkalmazott aktivációs függvény nemkorlátossága miatt fordulhat elő.

Összefoglalás

A dolgozatban az NREM alvást vizsgáltuk egy tüzelési ráta modell segítségével, melyet a dinamikai rendszerek elméletének segítségével elemeztünk.

Az 1. fejezetben bevezettük a dolgozatban használt matematikai és biológiai ismereteket, valamint a források segítségével felírtuk a vizsgálandó modellt.

A 2. fejezetben az adaptáció nélküli modellt vizsgálva azt kaptuk, hogy a neuronpopulációnak lehet egy vonzó és egy taszító nyugalmi helyzete vagy lehet egy globálisan vonzó nyugalmi helyzete vagy az is előfordulhat, hogy nincs nyugalmi helyzete. A topologikus változásokat nyereg-csomó-bifurkáció idézi elő.

A 3. fejezetben az adaptációt is tartalmazó modellt vizsgálva azt láttuk, hogy a neuronpopulációnak lehet egy vonzó és egy taszító nyugalmi helyzete vagy lehet egy globálisan vonzó nyugalmi helyzete vagy lehet, hogy nincs nyugalmi helyzete. Ezeket a 2. fejezetben is megfigyelt topologikus változásokat szintén nyereg-csomó-bifurkáció idézi elő. Az adaptáció abban az esetben okoz változást, amikor a neuronpopulációnak egy globálisan vonzó nyugalmi helyzete van és a θ küszöbérték, amely felett a neuron tüzelni kezd negatív. Ekkor ugyanis a globálisan vonzó nyugalmi helyzet Andronov–Hopf-bifurkáció és végtelenbeli Andronov–Hopf-bifurkáció miatt a w kapcsolódás súlyának növelésével elveszíti stabilitását, és körülötte periodikus pálya jelenik meg, mely vonzó. w értékét tovább növelve a periodikus pálya mérete végtelenhez tart, majd eltűnik. Összegezve elmondható, hogy egy neuronpopuláció viselkedését leíró differenciálegyenlethez hozzávéve az adaptációt leíró egyenletet már megjelenhet oszcilláló viselkedés.

Irodalomjegyzék

- [1] Ementrout, B., Terman, D. (2010) *Foundations of Mathematical Neuroscience* Springer Science & Business Media.
- [2] Simon L. Péter, (2007) *Közönséges differenciálegyenletek jegyzet*
- [3] Simon L. Péter, (2012) *Differenciálegyenletek és dinamikai rendszerek*
- [4] Perko, L. (2013). *Differential equations and dynamical systems* (Vol. 7). Springer Science & Business Media.
- [5] Levenstein, D., Buzsáki, Gy., Rinzel, J., (2019) *NREM sleep in the rodent neocortex and hippocampus reflects excitable dynamics* Nature Communications
- [6] dr. Szerényi Gábor *Biológia 7-8. tankönyv az általános iskolák számára* Nat(2020)
- [7] Ponce, E., (2014) *Bifurcations in piecewise linear systems: Case studies*. In VI Workshop on Dynamical Systems